INVESTIGACIONES SOBRE

MOSQUITOS

de Argentina

Editores

Corina M. Berón
Raúl E. Campos
Raquel M. Gleiser
Leonardo M. Díaz-Nieto
Oscar D. Salomón
Nicolás Schweigmann



Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-987-544-721-9

Investigaciones sobre mosquitos de Argentina / Corina M. Berón ... [et al.] ; compilado por Corina M. Berón ... [et al.] ; editado por Corina M. Berón ... [et al.]. - 1a ed. - Mar del Plata: Universidad Nacional de Mar del Plata, 2016.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-987-544-721-9

1. Biología. 2. Entomología. 3. Ecología. I. Berón, Corina M. II. Berón, Corina M., comp. III. Berón, Corina M., ed.
CDD 570



CM Berón, RE Campos, RM Gleiser, LM Díaz-Nieto, OD Salomón, N Schweigmann (editores)

Investigaciones sobre mosquitos de Argentina



Investigaciones sobre mosquitos de Argentina

1º edición: 2016

Foto de tapa: *Toxorhynchites* (*Ankylorhynchus*) *purpureus* (Theobald, 1901), macho. Dr. Raúl E. Campos.

Diseño de tapa y realización de interiores: diseñadora gráfica María Cecilia Méndez Casariego, área de vinculación tecnológica, Instituto de Investigaciones en Ciencia y Tecnología de Materiales (INTEMA - CONICET).

Avales

La presente edición cuenta con el aval académico de las siguientes instituciones:

- Centro Científico Tecnológico CONICET Mar del Plata
- Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), Universidad Nacional de La Plata - CONICET
- Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco - CONICET
- Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICyTTP-CONICET)
- Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (UNIDEF - CITEDEF) - CONICET
- Departamento Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Quilmes
- Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires
- Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Universidad de Buenos Aires
- Departamento de Física Juan José Giambiagi, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires
- Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral
- Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata
- Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata
- Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata
- Fundación Miguel Lillo - CONICET
- Fundación para Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA)
- Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET
- Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBA), Universidad de Buenos Aires - CONICET
- Instituto de Física de Buenos Aires (IFIBA), Universidad de Buenos Aires - CONICET
- Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín
- Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET
- Instituto de Investigaciones Centro de Formación e Investigación en Enseñanza de las Ciencias (CeFIEC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires
- Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Biotecnología (INBIOTEC), CONICET
- Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet" (ILPLA), Universidad Nacional de La Plata - CONICET
- Instituto de Medicina Regional, Universidad Nacional del Nordeste
- Instituto de Virología "Dr. J. M. Vanella", Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba
- Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET
- Instituto Multidisciplinario sobre Ecosistemas y Desarrollo Sustentable, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires
- Instituto Nacional de Medicina Tropical, Ministerio de Salud de la Nación

Indice

Prefacio

En 1878, Lynch Arribálzaga publicó la descripción de tres especies de mosquitos colectados en Argentina, dando inicio a las investigaciones sobre los Culicidae en el país. Años después, en 1891, publicó "Dipterología Argentina", convirtiéndose en una referencia para los investigadores que lo sucedieron debido a que les dedicó una gran atención a los mosquitos. Fue durante el siglo XX, en las décadas de 1950 y 1960 cuando se intensificaron los estudios sobre mosquitos debido a la presencia de *Aedes aegypti* y a su intervención en la transmisión del virus de la fiebre amarilla; y a los casos de malaria transmitida por los anofelinos en el norte del país. A partir de esa época proliferaron los estudios taxonómicos y epidemiológicos, los que permitieron adquirir un conocimiento mayor de la diversidad de los mosquitos. Posteriormente hubo un período de menor actividad, retomándose más intensamente las investigaciones en la década de 1980, momento en que los estudios fueron abordados mayoritariamente en los aspectos ecológicos y de patología de mosquitos. Durante esa década fueron pocos los estudios taxonómicos; sin embargo, en 1985 se publicó la obra "Mosquitoes of Argentina" de los Dres. Richard F. Darsie, Jr. y C. J. Mitchell. En la Parte I, Darsie desarrolló las claves dicotómicas, tanto de larvas del estadio IV como de hembras adultas, para los géneros y las especies de los mosquitos registrados para Argentina hasta ese momento. Las claves dicotómicas fueron construidas en base a las descripciones de las especies que se habían publicado, dado que mucho material tipo no pudo ser consultado debido a que ya no existía en las colecciones. Eso trajo como consecuencias algunas imprecisiones al momento de tratar de identificar especies, debido a que las descripciones más antiguas carecían de detalles que permitieran comparar las diferentes especies de igual a igual. En la Parte II, Mitchell y Darsie, trataron la distribución geográfica, y recopilaron toda la bibliografía sobre mosquitos de Argentina, ilustrando a través de un mapa y una tabla, la diversidad de especies por provincia. Esta obra fue de relevancia para las generaciones siguientes de investigadores ya que permitió una rápida identificación de las especies, además de facilitar su localización geográfica al momento de registrar nuevos hallazgos. A pesar de haber transcurrido treinta y un años desde su aparición, la parte I de "Mosquitoes of Argentina" sigue siendo una obra de referencia para todos los investigadores que abordan temas relacionados a los mosquitos, debido a que aún no se escribió una revisión que la reemplace. No así la parte II, la cual ha sido actualizada recientemente por el profesor Gustavo Rossi.

Los estudios sobre mosquitos continuaron durante la década de 1990, abordándose además de la taxonomía y la ecología, otras ramas de la ciencia como la genética y epidemiología. Fue en esa década que se formaron nuevos grupos de investigación como consecuencia de la reintroducción de *Aedes aegypti* a fines de los 80, quien había permanecido ausente en el país desde su erradicación en 1965. En el año 2000, como consecuencia de la realización de las Primeras Jornadas Regionales sobre Mosquitos - una iniciativa del Dr. Nicolás Schweigman, llevadas a cabo en la Universidad de Buenos Aires, y repetidas periódicamente en otras regiones del país - se logró una mayor y más frecuente interacción entre los investigadores. Ya en el nuevo milenio se habían establecido en numerosas provincias de Argentina varios grupos de investigadores, lo que trajo aparejado una intensificación de los estudios sobre mosquitos a nivel regional. Han pasado muchos años desde los primeros aportes de Lynch Arribálzaga, y la información que se acumuló justifica un trabajo que la compendiara. Fue así que por iniciativa de la Dra. Corina Berón, durante las 9º Jornadas Regionales sobre Mosquitos realizadas en la ciudad de Resistencia, Chaco, en 2014, nos propusimos escribir un libro sobre mosquitos de Argentina en donde se volcaran todos los aspectos que se habían estudiado hasta el presente. Hoy, dos años después, podemos disponer de ese libro, compuesto por seis secciones que agrupan 28 capítulos además de las consideraciones finales, escritos por investigadores de todas las regiones del país.

Esta obra que damos a conocer durante las 10º Jornadas Regionales sobre Mosquitos, en la ciudad de Mar del Plata, en septiembre de 2016, es una herramienta de consulta para los investigadores especialistas, pero además pretende ser un libro de texto para estudiantes universitarios, y una guía de consulta para aquellas personas que deben desarrollar acciones de gestión vinculadas al control de mosquitos vectores. Por último, es deseo de los editores que este libro sirva además para estimular a los estudiantes de ciencia a incursionar en la investigación del apasionante mundo de los mosquitos.

CM **Berón**, RE **Campos**, RM **Gleiser**, LM **Díaz-Nieto**, OD **Salomón**, N **Schweigmann**

Introducción

"Investigaciones sobre mosquitos de Argentina" nació como necesidad de integrar los estudios realizados en el país de tal modo de poder acceder rápidamente a la información y poder recorrer en una sola obra, los diferentes lineamientos que se le han dado a las investigaciones sobre culícidos, principalmente durante las últimas décadas. Este libro se compone de seis secciones: 1. Taxonomía, 2. Distribución, 3. Ecología, 4. Eco-epidemiología de enfermedades transmitidas por mosquitos, 5. Control de poblaciones de mosquitos y 6. Aspectos culturales, prevención y acción comunitaria. Cada sección fue coordinada por especialistas de cada temática. Los 28 capítulos que conforman el libro fueron escritos por investigadores provenientes de todas las regiones del país, quienes exponen los avances más recientes de cada área, y destacan y comentan los estudios realizados en Argentina. De este modo, cada capítulo ofrece al lector una visión realista de los avances que se han realizado en Argentina en torno a los mosquitos, su implicancia en la salud humana, y su control, tanto de las especies nativas como de las invasoras.

En las primeras tres secciones se abordaron aspectos puramente biológicos, en la cuarta sección se integran los aspectos ecológicos con los epidemiológicos, en la quinta sección se aborda el control de los mosquitos vectores desde las técnicas químicas y biológicas. Debido a que la problemática del control de mosquitos no solo tiene una componente biológica sino también social, se incluyó la sexta sección, que trata sobre los aspectos culturales y las acciones a desarrollar por la comunidad. Esta sección invita a incursionar desde un enfoque diferente y necesario, a la concientización de la ciudadanía en el control de los mosquitos vectores.

Como cierre, se presentan a modo de epílogo, las proyecciones de las investigaciones realizadas hasta el presente, y las necesidades a futuro, invitando a reflexionar y a debatir los caminos a tomar de aquí en más, además de incentivar a las nuevas generaciones de investigadores a continuar con las investigaciones e incursionar en nuevos enfoques de un mismo problema.

Para facilitar la lectura, al citar las especies de mosquitos presentes en la Argentina, fueron obviados en los capítulos los nombres de los autores de las especies. La lista completa con la nomenclatura de las especies reconocidas en el país, basada en la publicación de Rossi (2015)[1], se agregó en forma de anexo. Las abreviaturas de los géneros y subgéneros de mosquitos, mencionadas en el libro, corresponden a las propuestas por Reinert (2009)[2]. Solo se menciona en los capítulos, los nombres completos y autores de las especies de mosquitos que no pertenecen a la fauna de Argentina.

Algunas problemáticas fueron abordadas por los autores con enfoques diferentes, lo cual puede evidenciar ciertas contradicciones respecto de algunos conceptos. Sin embargo y debido a que aún queda un largo camino por transitar y debatir, es que aceptamos que los autores expresen con fundamentos académicos sus opiniones, siendo ellos responsables de sus dichos. Consideramos que la pluralidad de opiniones, aun cuando pudieran ser opuestas, es beneficiosa para generar el debate que nos conduzca a nuevas soluciones.

Por último, los editores agradecemos a los autores por su participación y por compartir sus conocimientos con los lectores y muy especialmente a la diseñadora gráfica María Cecilia Méndez Casariego, del área de vinculación tecnológica del Instituto de Investigaciones en Ciencia y Tecnología de Materiales (INTEMA), Mar del Plata, quien ha sido, además de excelente colaboradora, responsable del diseño y estructuración general de esta publicación.

CM **Berón**, RE **Campos**, RM **Gleiser**, LM **Díaz-Nieto**, OD **Salomón**, N **Schweigmann**

[1] Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List 11 (4): 1712. doi: http//dx.doi.org/10.15560/11.41712.

[2] Reinert JF, Harbach RE, Kitching IJ. 2009. Phylogeny and classification of tribe Aedini (Diptera: Culicidae). Zoological Journal Linnean Society 157: 700-794.



Foto: *Toxorhynchites* (*Ankylorhynchus*) *purpureus*, macho. Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 1

TAXONOMÍA

Coordinador

Leonardo M. **Díaz-Nieto**

La Sección 1 trata sobre la taxonomía de culícidos de Argentina. En el primer capítulo se presenta una discusión y reflexión que abarca desde los comienzos de los estudios taxonómicos sobre mosquitos en el país, hasta los dilemas actuales que existen en esta temática. Se presenta además, una tabla donde se citan las especies de mosquitos conocidas hasta 2015, en Argentina. Al final del capítulo se discuten las claves taxonómicas que actualmente se utilizan para identificar las especies y se hace referencia a nuevas claves elaboradas pero aún no publicadas, por el autor. El segundo capítulo trata sobre principios, conceptos y fundamentos de la taxonomía y hace referencia a las herramientas digitales actuales disponibles para poder llevar a cabo la tarea taxonómica. Finalmente los autores realizan una revisión del estado actual del conocimiento taxonómico de los culícidos de Argentina, haciendo hincapié en los nuevos aportes bibliográficos publicados, posteriores a la obra de Richard F. Darsie de 1985. En el tercer capítulo, el lector se encontrará con una revisión de los principales marcadores moleculares que fueron utilizados para la identificación molecular de diferentes especies de mosquitos. En ese capítulo se hace referencia a los trabajos realizados con especies de mosquitos de distribución en Argentina y sobre el final se discuten las ventajas y desventajas que poseen los métodos moleculares de identificación de mosquitos respecto de las técnicas basadas en la observación de caracteres morfológicos.

Taxonomía clásica de mosquitos Algo de historia y de actualidad

Gustavo C. **Rossi**

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), CCT La Plata (CONICET), Universidad Nacional de La Plata.La Plata, Buenos Aires.

gustavo@cepave.edu.ar

El término Taxonomía proviene del griego *táxis* 'ordenación' y *-nomus* ley. Según el diccionario de la Real Academia Española, es la ciencia que trata principios, métodos y fines de la clasificación. Se aplica en particular, dentro de la biología, para la ordenación jerarquizada y sistemática de los organismos, adjudicándoles un nombre que los identifica.

Los mosquitos originalmente desde Linneo y hasta fines del 1800, se comenzaron a clasificar a partir de hembras ya que eran las que molestaban con sus picaduras, en el siglo XVIII no se conocía sobre su capacidad de transmitir enfermedades. Con el correr de los años, a esta clasificación inicial se fueron sumando los machos, y al igual que las hembras, las diferencias encontradas entre especies eran las visibles con el instrumental óptico con que se contaba en esos tiempos. En esos mismos años se comenzaba a "mirar" más en detalle y se incluyó la utilización de los genitales del macho. Esta forma de trabajo, con pocos caracteres distintivos, la escasez de ejemplares en estudio y lo lento de la difusión de los trabajos llevaron a confusiones, como prueba de ello son las largas listas de sinónimos de algunas de las especies. Debemos recordar que desde fines del siglo XIX se tuvo el conocimiento suficiente como para incriminar a los mosquitos en la transmisión de enfermedades al hombre y animales gracias a los estudios de Ross (1897) entre otros muchos sobre la transmisión de la malaria o paludismo y desde 1881 se sabe que el agente transmisor del virus de la fiebre amarilla era transmitido por *Aedes aegypti*, gracias al cubano Carlos Finlay. Es a partir de esos años cuando el estudio de los mosquitos y su relación con la transmisión de enfermedades comienza a profundizarse.

Muchos de esos estudios fueron llevados a cabo por médicos, químicos, biólogos y taxónomos. A fines del siglo XIX y principios del siglo XX y ya contando con mejores equipos se comenzaron a observar más caracteres y se sumaron las larvas, pupas y sus exuvias a la tarea de identificar los especímenes.

La clasificación tradicional de los mosquitos se basa en la observación de ciertas características que son distintas entre especies, desde las escasas observables en siglos pasados como, diferencias estructurales o de revestimiento, colores, presencia o ausencia de manchas de escamas o grupos de cerdas, etc., hasta los 73 caracteres para estudios filogenéticos tomados por Harbach y Kitching (1998) o los 335 caracteres que toman Reinert *et al*. (2009) para el disgregado del género *Aedes*, ambos para larva, pupa, adultos y sus genitalias e incluyendo el hábitat de los estados inmaduros. Al respecto se recuerda que la terminología actual en lo que respecta a los nombres dados a las diferentes estructuras son los que publicaran Harbach y Knight (1980, 1981) para adultos e inmaduros y la de alas de *Anopheles* de Wilkerson y Peyton (1990). El uso de claves dicotómicas que suelen incluirse en literatura especializada es el método que se utiliza con el fin de identificar un individuo, es decir, asignarlo a una especie conocida; sin embargo, es aconsejable consultar obras con descripciones originales o revisiones de las especies en razón de que las claves no pueden contemplar todos los caracteres.

Se ha designado como punto de origen de la nomenclatura zoológica la publicación de la 10ª edición del *Systema Naturae* escrito por Linneo (1758). Uno de los insectos nombrados en esta obra, es decir, al que le asignó un nombre científico fue *Culex pipiens*, el primer mosquito con nombre. Por aquellos años, y durante las siguientes seis décadas, el nombre *Culex* se refería a todos los mosquitos conocidos. Meigen (1818) realizó una primera subdivisión al crear la familia Culicidae, a la cual llamó Culiciformes y agregó los géneros *Anopheles* y *Aedes*. Robineau-Desvoidy (1827) en su Diptera exótica describe la historia de los actuales Culicidae, indicando a Hoffmansegg como el creador del término *Aedes*, por su conocimiento de las especies de Europa, incluyendo las descripciones de Latreille (1825) creando la familia "Némocêres" y la tribu "Culicides". Por esa época Meigen (1818) reconoce 14 géneros mientras que Wiedemann (1828) solo 13, entre los que se encuentran los géneros descriptos por Fabricius (entre 1775 y 1805).

Robineau-Desvoidy (1827) agrega los géneros *Sabethes*, *Megarhyna* y *Psorophora* entre los conocidos. Sin embargo, hasta aquellos momentos, la gran mayoría de las especies aún estaban ubicadas dentro del género *Culex*. Hacia 1850 ya se conocían 183 especies de mosquito en el mundo, número que continuó creciendo por la profusión de obras acerca de la familia Culicidae.

Lynch Arribálzaga (1878) fue el primer argentino que se dedicó a los mosquitos dando nombre a tres especies nuevas y unos años más tarde, en 1891, agrega a los géneros existentes a *Janthinosoma, Ochlerotatus, Uranotaenia, Taeniorhynchus* y *Heteronycha*. Llegado el siglo XX, y a partir de las obras de Theobald (entre los años 1901 y 1910), quien trata todo lo referente a los Culicidae del mundo, cambia el abordaje de la taxonomía, creando nuevos géneros, desestimando otros y promoviendo cambios al comenzar a utilizar descripciones del conjunto de los órganos genitales externos (genitalia), y de los estados de larva y pupa. Como ejemplo de estos cambios puede decirse que en 1905, la subfamilia Anophelinae contaba con 12 géneros llegando a 21 en 1910. Posteriormente, se publicaron las obras de Howard *et al*. (1917) y Dyar (1928) tan importantes como las de Theobald ya que compendian todo lo realizado hasta esas fechas pero haciendo referencia sólo a los mosquitos de América, produciendo cambios, y proponiendo una nueva clasificación de las especies. Poco después se publica el "Genera Insectorum" de Edwards (1932) con modificaciones esta vez de retracción en los niveles supraespecíficos para todos los mosquitos del mundo, al punto tal que de los 21 géneros de la subfamilia Anophelinae –de Theobald– la ahora Tribu Anophelini se reduce a sólo tres géneros, que son los actuales, aunque el debate al respecto aún continúa. Mientras tanto, la descripción de nuevas especies seguía en franco crecimiento. Edwards (1932) expresa "Las ventajas de emplear conceptos genéricos más abarcativos son, en primer lugar, que se indican más claramente las relaciones más amplias de la especie; en segundo lugar, que se pueden asignar límites a los géneros más fácilmente que en el caso de grupos más numerosos y de los más pequeños; y en tercer lugar, que garantiza se evite la duplicación de nombres específicos. El uso de términos subgenéricos permite que aquellos que desean hacerlo utilicen las divisiones menores. La reducción en el número de géneros se debe principalmente a dos causas, la adopción del principio, ahora aceptado por la mayoría de los sistemáticos de insectos, que los diagnósticos genéricos deben ser aplicables a ambos sexos; y que la forma de las escamas en diferentes partes del cuerpo proporciona caracteres de importancia secundaria[1]."

Propone por otra parte el agrupamiento de especies por características particulares dando lugar a la utilización de términos como Complejo, Grupo, Serie, etc., para diferenciar un grupo de especies de otras pertenecientes al mismo subgénero. Los mismos se siguen utilizando en la actualidad, algunos con modificaciones aun cuando se percibe que son agrupaciones artificiales como expresara el mismo Edwards.

A principios de la década de 1950 se publica la obra "Neotropical Culicidae" de Lane (1953) quien presenta sólo dos géneros de Anophelini –los presentes en América– y pasa a sinonimia un gran número de especies. El último sudamericano que hace un aporte general a la taxonomía de mosquitos es Forattini (2002) con sus tomos de culicidología médica que se publicaron desde 1965. Desde el inicio del siglo XXI existen revalidaciones y algunos subgéneros, que en su momento fueron géneros, recobraron su estatus (ej. *Ochlerotatus* y *Stegomyia* en Reinert *et al*. 2009), y se nominaron nuevos géneros y una gran variedad de modificaciones en las clasificaciones. Sin embargo, con el mismo conjunto de datos de estos autores Wilkerson *et al*. (2015) retrotraen estos cambios y vuelven a considerar a *Ochlerotatus* y *Stegomyia* entre otros, como subgéneros de *Aedes*. Sobre este punto se puede aclarar que las diferencias halladas por unos y otros son en su gran mayoría metodológicas, en relación con la forma de utilizar los análisis filogenéticos. No obstante existen autores (entre los que me incluyo) que consideran que el tema debe ser revisado nuevamente, algo demostrado por el mismo Wilkerson y Linton (2015) donde modifican en parte sus dichos de 2015.

Durante el simposio "Mosquito Taxonomy –Is it needed?", Zavortink (1974) explica que la clasificación de cualquier grupo de organismos atraviesa una serie de estados, los que se conocen como taxonomía alfa, beta y gama. En la taxonomía alfa el énfasis está puesto en la descripción de especies y su distribución en géneros, típicos catálogos y descripciones. La llamada taxonomía beta, es la que procura acomodar las especies tendiendo a lograr un orden natural de la clasificación, algo que se observa en publicaciones como revisiones y monografías. La taxonomía gama es la que pone énfasis en interpretar la diversidad dentro de los grupos, como suele verse en publicaciones sobre distintos campos de la genética y la ecología, que trata de explicar variaciones intra e interespecíficas. Adicionalmente, este autor considera la utilidad de poder estudiar todas las formas de la especie (inmaduros y adultos) y correlacionar las

[1]Traducción del autor

pequeñas diferencias observables entre estados, por lo que es muy útil examinar largas series de individuos para conocer los rangos de variación; de esta manera fueron consideradas las características de los diferentes estados de desarrollo de los mosquitos en la clasificación del género *Ochlerotatus* según Reinert (2008).

La utilización de la microscopía electrónica llevó a los taxónomos a poder analizar elementos anatómicos submicroscópicos, que estuvo acompañada con avances en el desarrollo de programas informáticos que permiten la producción de matrices de datos codificados de mayor tamaño, fomentado el avance mundial de la sistemática filogenética. Un gran número de bases morfológicas produjeron árboles filogenéticos en todos los niveles jerárquicos hasta finales del siglo XX. En esos años se afianzó la utilización de técnicas moleculares, ayudado por el abaratamiento de los costos de la secuenciación de genes, lo que derivó en una explosión de datos útiles para los análisis filogenéticos. También se inició la utilización de los microscopios de alta resolución, siendo el microscopio confocal uno de los más importantes, hasta llegar a los métodos de software de reconstrucción del tipo 3D (Wanninger, 2015). Estos avances fueron en detrimento de la taxonomía clásica; sin embargo, es con la aparición de la biología del desarrollo evolutivo donde la morfología recupera protagonismo.

Situación específica en Argentina

En Argentina, con posterioridad a Lynch Arribálzaga y en las primeras décadas del siglo pasado, se han publicado los trabajos de biólogos como Autrán, A. Bachmann, Bianchi Lischetti, Brèthes, Lahille, Romaña, y médicos como Alvarado, del Ponte, Paterson, Petrocchi, entre los más conocidos. Muchas veces fueron acompañados por investigadores extranjeros como Davis, Edwards, Neiva, Shannon y Dyar. Fueron todos ellos, entre otros no nombrados, quienes aportaron conocimiento sobre la taxonomía de mosquitos y otros grupos de esta parte del continente. Hacia mediados del siglo XX ya se estaba empleando la metodología que llevaría a “erradicar” hacia 1963 a *Aedes aegypti*, mosquito fácilmente identificable y que prácticamente no figuraba en los trabajos realizados por los investigadores, excepto en las listas en donde se mencionaba su presencia. Por otro lado, el paludismo era un problema en Argentina así como en gran parte del resto del mundo, y la mayor parte de los trabajos se centraban en los mosquitos del género *Anopheles* por su importancia en la transmisión de esta enfermedad. En esa época, una nueva generación de investigadores comenzaba el reemplazo de los anteriormente nombrados, entre ellos los biólogos A.O. Bachmann, Bresanello, Castro, Castro Viamonte, García, Hack, Heredia, Manso Soto, Martínez, Prosén, Ronderos, y los médicos Bejarano, Carpintero, Carcavallo, Casal, Duret, entre otros. Así mismo, algunos investigadores como Barrera Oro, Bianchini, Sabattini, entre otros, se dedicaron a los mosquitos y a los virus transmitidos por ellos. A fines de la década de 1960, y en parte a causa de la erradicación de *Aedes aegypti* del continente, comenzaron a mermar las investigaciones referidas a los mosquitos, hasta prácticamente interrumpirse los estudios biológicos y taxonómicos por los siguientes 20 años. Hoy en día se sabe que los mosquitos tienen la capacidad de transmitir gran número de patógenos que causan enfermedades al hombre, y que la capacidad de transmitir estos patógenos así como su importancia eco-epidemiológica depende de las especies de mosquitos involucrados; sin embargo, el número de taxónomos que puedan certificar la identidad de los posibles vectores sigue siendo escaso. El conocimiento actual que se tiene en Argentina respecto de las especies de mosquitos es relativamente pobre si lo comparamos con el conocimiento que se tiene en otros países, ya que aún no se conocen todas las hembras, larvas o pupas de muchas especies pertenecientes a distintos géneros así como tampoco el grado de participación de ellos en la transmisión de enfermedades.

Por otro lado, los datos sobre la ecología de las especies, aunque no sean taxonómicos, son de gran utilidad al momento de identificar especímenes. Ya en Edwards (1932) se aconseja su uso, que no es muy tomado en cuenta por muchos taxónomos, hasta Reinert *et al.* (2009) quienes ponen el lugar de cría como un dato más en el estudio de la filogenia de los Aedini. Como ejemplo de ello se pueden mencionar a *Culex mollis* y *Culex tatoi*, en los que la única diferencia morfológica apreciable entre ambas especies está en la genitalia del macho, pero si se tiene la oportunidad de contar con larvas se puede saber de cual se trata de acuerdo al tipo de criadero: *Cx. mollis* en recipientes naturales (fitotelmata) y artificiales, y *Cx. tatoi* en grandes extensiones de agua. Similar situación se presenta con especies de los géneros *Toxorhynchites*, *Sabethes*, *Anopheles* y algunos Aedinos; en estos géneros existen especies que son altamente selectivas del hábitat donde se desarrollan,

hecho de fundamental importancia al momento de su clasificación. Desde hace años, los taxónomos utilizan este tipo de información complementaria a la taxonomía, lugares de cría, hábitos alimenticios, duración de los ciclos, variedad de datos ecológicos y, más recientemente estudios de filogenia y la utilización de técnicas de mapas y estudios genéticos, estas últimas aún incipientes, que aportan datos valiosos al momento de desentrañar la identidad de una especie.

Desde 1878, cuando Lynch Arribálzaga describió tres especies nuevas de mosquitos presentes en Argentina, el número de especies reportadas se fue incrementando. Así, en 1891 en su obra magna listó a las 19 especies de mosquitos que se conocían hasta ese momento. Años más tarde se registraron 23 especies en 1907; 27 en 1912; 40 en 1923; 76 en 1930; 123 en 1950 (Duret, 1950); 168 hacia 1959 (Castro *et al*., 1960) y 169 en 1984, lo que significa el hallazgo de tan solo un nuevo registro en 24 años. Mitchell y Darsie (1985) elevaron el número de mosquitos conocidos en el país a 208 especies. Según estos autores, entre las especies listadas había posiblemente dos errores de clasificación y mencionan que una especie ya no está presente, refiriéndose a *Ae. aegypti*, adicionando 39 especies a la lista conocida para Argentina.

A principios de los años 80, Sabattini y colaboradores, conjuntamente con expertos norteamericanos organizaron un curso sobre mosquitos, taxonomía y enfermedades relacionadas con arbovirus en Córdoba, dando comienzo a una nueva generación de investigadores en estos temas; en ese año también se publicó la obra de Darsie (1985) y Mitchel y Darsie (1985). Para esa misma época, Brewer en Córdoba y Ronderos en La Plata ya dirigían estudiantes que comenzaban a trabajar en mosquitos, como Almirón y Balseiro respectivamente, además de García y Camino en patógenos de mosquitos en el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE). Mientras tanto se continuaba con el estudio de los arbovirus en Córdoba, donde en la actualidad los investigadores dedicados al estudio de mosquitos y temas relacionados representan un número importante. Pocos se dedican a la taxonomía; sin embargo, el número de especies de culícidos en Argentina en 1910, representaba un 2,8 % de las aproximadamente 953 especies conocidas a nivel mundial, mientras que en la actualidad asciende al 6,8 % de las 3.549 especies descriptas en el mundo (Harbach, 2016).

En términos generales la fauna de mosquitos de Argentina es aceptablemente conocida, hasta la fecha se han citado 242 especies habitando nuestro territorio (Tabla 1; Rossi, 2015). El conocimiento sobre algunas especies se ha obtenido gracias a un solo registro, alguno de ellos de hace más de 50 años. Como por ejemplo *Isostomyia espini* citada en Misiones en 1951, *Culex lucifugus* en Misiones en 1968, o *Psorophora ochripes* descripta por Macquart en 1850 para las islas del Paraná. En otros casos, los conocimientos son tan parciales que sólo se conoce el macho o la hembra como ocurre con algunas especies de *Aedes* (*Howardina*), *Ae. jorgi*, *Cx. scheuberi*, *Cx. riojanus*, *Cx. martinezi*, *Cx. orfilai* entre otros. *Aedes alboapicus* y *Anopheles intermedius* así como otras especies son considerados de presencia incierta. *Wyeomyia fuscipes* cuenta con una cita desde el año 1968 (no incluida en Michell y Darsie, 1985). Otro tipo de exigüidad de información se da en el caso de especies retiradas de una sinonimia como *Aedes rhyacophilus* o *Culex vaxus* quienes volvieron al status de especie válida pero no existe una buena revisión de los ejemplares por lo que en algunas áreas no se sabe cuál es la que se halla citada. O el caso de *Anopheles albitarsis* que por ser considerado un Complejo nos obliga a referirnos a la especie como *sensu lato*, a no ser que nos refiramos a ejemplares de los alrededores de la zona topotípica. Otra de las falencias en el conocimiento acabado de la fauna de mosquitos en Argentina es lo difícil de clasificar hembras de muchas de las especies, principalmente del género *Culex* aun para el taxónomo más experto. Este hecho hace que muchos estudios no puedan ser llevados a cabo con certeza, como ejemplo se puede comentar que la mayoría de las hembras del subgénero *Melanoconion* transmisoras de arbovirus no son separables con taxonomía clásica a excepción, por ejemplo de *Cx.* (*Mel.*) *delpontei* y *Cx.* (*Mel.*) *ocossa*, ambas transmisoras del *virus de la encefalitis Venezolana* (VEEV), distinguibles del resto pero muy difícil de saber si es una u otra. Es verdad que se las puede separar con estudios genéticos pero para ello hacen falta taxónomos clásicos que críen los ejemplares para identificarlos y luego trabajen con ellos los biólogos moleculares.

Claves disponibles para la identificación de mosquitos de Argentina

Una de las formas de determinar la identidad de un individuo es mediante claves dicotómicas. En particular para identificar mosquitos, se suelen utilizar las claves de Darsie (1985) y de Lane (1953), aunque ambas están muy desactualizadas ya que faltan muchas de las especies que se encuentran en la actualidad en Argentina, además de numerosos cambios en las clasificaciones que se han producido desde entonces.

La Tabla 1 presenta la lista de las especies presentes en la Argentina con sus respectivos autores.

Tabla 1. Mosquitos de Argentina, ordenados por géneros, subgéneros y especies con sus respectivos autores, en la última columna los nombres de las especies que fueran utilizados por algunos autores entre 1985 y hasta 2015.

Género	Subgénero	Especie (2016)	Especie (1985 - 2015)
Aedeomyia			
	Aedeomyia	*squamipennis* (Lynch Arribálzaga, 1878)	
Aedes			
	Georgecraigius	*fluviatilis* (Lutz, 1904)	*Georgecraigius* (*Horsfallius*) *fluviatilis*
	Howardina	*aurivittata* Cerqueira, 1943	*Howardina aurivittata*
		fulvithorax (Lutz, 1904)	*Howardina fulvithorax*
		martinezi Berlin, 1969	*Howardina martinezi*
		pseudodominicii Komp, 1936	*Howardina pseudodominicii*
		vanemdeni Martini, 1931	*Howardina vanemdeni*
	Ochlerotatus	*albifasciatus* (Macquart, 1838)	*Ochlerotatus* subgénero incierto *albifasciatus*
		crinifer (Theobald, 1903)	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *crinifer*
		fulvus (Wiedemann, 1828)	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *fulvus*
		hastatus Dyar, 1922	*Ochlerotatus* (*Protoculex*) *astatus*
		jorgi Carpintero y Leguizamón, 2000	*Ochlerotatus* (*Chrysoconops*) *jorgi*
		meprai Martínez y Prosén, 1953	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *meprai*
		milleri Dyar, 1922	*Ochlerotatus* subgénero incierto *milleri*
		nubilus (Schick, 1970)	*Ochlerotatus* (*Protoculex*) *nubilus*
		oligopistus Theobald, 1903	*Ochlerotatus* (*Protoculex*) *oligopistus*
		patersoni Shannon y del Ponte, 1928	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *patersoni*
		pennai Antunes y Lane, 1838	*Ochlerotatus* (*Chrysoconops*) *pennai*
		raymondi Del Ponte, Castro y García, 1951	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *raymondi*
		rhyacophilus Da Costa Lima, 1933	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *scapularis* en parte
		scapularis (Rondani, 1848)	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *scapularis*
		serratus (Theobald, 1901)	*Ochlerotatus* (*Protoculex*) *serratus*
		stigmaticus Edwards, 1922	*Ochlerotatus* (*Chrysoconops*) *stigmaticus*
		synchytus Arnell, 1976	*Ochlerotatus* (*Ochlerotatus*) *synchytus*
	Protomacleaya	*alboapicus* Schick, 1970	*Ochlerotatus* (*Protomacleaya*) *alboapicus*
		casali Schick, 1970	*Ochlerotatus*(*Protomacleaya*) *casali*
		terrens (Walker, 1856)	*Ochlerotatus* (*Protomacleaya*) *terrens*
	Stegomyia	*aegypti* (Linnaeus, 1762)	*Stegomyia* (*Stegomyia*) *aegypti*
		albopictus (Skuse, 1895)	*Stegomyia* subgén. incierto *albopicta*
Anopheles			
	Anopheles	*annulipalpis* Lynch Arribálzaga, 1878	
		apicimacula Dyar y Knab, 1906	
		evandroi Da Costa Lima, 1937	
		fluminensis Root, 1927	
		intermedius (Peryassú, 1908)	
		maculipes (Theobald, 1903)	
		mediopunctatus (Lutz, 1903)	
		minor Da Costa Lima, 1929	
		neomaculipalpus Curry, 1931	
		pseudopunctipennis Theobald, 1901	
		punctimacula Dyar y Knab, 1906	
		tibiamaculatus (Neiva, 1906)	
	Kerteszia	*bambusicolus* Komp, 1937	
		cruzzi Dyar y Knab, 1908	
		laneanus Correa y Cerqueira, 1944	
	Nyssorhynchus	*albitarsis* Lynch Arribálzaga, 1878	
		antunesi Galvao y Amaral, 1940	
		argyritarsis Robineau-Desvoidy, 1827	
		braziliensis (Chagas, 1907)	
		darlingi Root, 1926	
		deaneorum Rosa-Freitas, 1989	*Anopheles* (*Nysorhynchus*) *albitarsis* en parte
		evansae (Brèthes, 1926)	
		galvaoi Causey, Deane y Deane, 1943	
		guarani Shannon, 1928	*Anopheles* (*Nysorhynchus*) *lutzii* en parte

Género	Subgénero	Especie (2016)	Especie (1985 - 2015)
		lutzii Cruz, 1901	
		nigritarsis (Chagas, 1907)	
		nuneztovari Gabaldon, 19840	
		oswaldoi (Peryassú, 1922)	
		parvus (Chagas, 1907)	
		pictipennis (Philippi, 1865)	
		rangeli Gabaldon, Cova-García y López, 1940	
		rondoni (Neiva y Pinto, 1922)	
		strodei Root, 1926	
		triannulatus Neiva y Pinto, 1922	
Chagasia			
	Chagasia	*fajardi* (Lutz, 1904)	
Coquillettidia			
	Rhynchotaenia	*albicosta* (Peryassú, 1908)	
		albifera (Prado, 1931)	
		chrysonotum (Peryassú, 1922)	
		fasciolata (Lynch Arribálzaga, 1891)	
		hermanoi (Lane y Coutinho, 1940)	
		juxtamansonia (Chagas, 1907)	
		neivai (Lane y Coutinho, 1940)	
		nigricans (Coquillett, 19014)	
		shannoni (Lane y Antunes, 1937)	
		venezuelensis (Theobald, 1912)	
Culex			
	Aedinus	*amazonensis* (Lutz, 1905)	
	Allimanta	*tramazaiguesi* Duret, 1954	
	Anoedioporpa	*canaanensis* Lane y Withman, 1943	
		chaguanco Casal, García y Fernandez, 1968	
		originator Gordon y Evans	
	Carrollia	soperi Antunes y Lane, 1937	
	Culex	*acharistus* Root, 1927	
		ameliae Casal, 1967	
		apicinus Philippi, 1865	
		articularis Philippi, 1865	
		bidens Dyar, 1922	
		brethesi Dyar, 1919	
		chidesteri Dyar, 1921	
		coronator Dyar y Knab, 1906	
		cuyanus Duret, 1968	
		declarator Dyar y Knab, 1906	
		dolosus (Lynch Arribálzaga, 1891)	
		eduardoi Casal y García, 1968	
		fernandezi Casal, García y Cavalieri, 1966	
		interfor Dyar, 1928	*Culex* (*Culex*) *bidens* en parte
		lahillei Bachmann y Casal, 1962	
		levicastilloi Lane, 1945	
		maxi Dyar, 1928	
		mollis Dyar y Knab, 1906	
		pipiens Linnaeus, 1758	
		pipiens Complejo Linnaeus, 1758	*Culex* (*Culex*) *pipiens* en parte
		pipiens molestus Forskal 1775	*Culex* (*Culex*) *pipiens* en parte
		quinquefasciatus Say, 1823	
		riojanus Duret, 1968	
		saltanensis Dyar, 1928	
		scheuberi Carpintero y Leguizamón, 2004	
		spinosus Lutz, 1905	
		tatoi Casal y García, 1971	*Culex* (*Culex*) *mollis* en parte
		usquatissimus Dyar, 1922	

Género	Subgénero	Especie (2016)	Especie (1985 - 2015)
		usquatus Dyar, 1918	
	Melanoconion	*albinensis* Bonne-Wepster y Bonne, 1920	
		aliciae Duret, 1953	
		bahiensis Duret, 1969	
		bastagarius Dyar y Knab, 1906	
		bejaranoi Duret, 1953	
		clarki Evans, 1924	
		delpontei Duret, 1969	
		dunni Dyar, 1918	
		dureti Casal y García, 19688	
		educator Dyar y Knab, 1906	
		elevator Dyar y Knab, 1906	
		glyptosalpinx Harbach, Peyton y Harrison, 1984	*Culex* (*Melanoconion*) *intrincatus* en parte
		idottus Dyar, 1920	
		inadmirabilis Dyar, 1928	
		intrincatus Brèthes, 1916	
		lopesi Sirivanakarn y Jakob, 1979	
		lucifugus Komp, 1936	
		martinezi Casal y García, 1968	
		misionensis Duret, 1956	
		ocossa Dyar y Knab, 1919	
		oedipus Root, 1927	
		orfilai Duret, 1953	
		pavlovskyi Casal y García, 1967	
		pedroi Sirivanakarn y Belkin, 1980	*Culex* (*Melanoconion*) *taeniopus* en parte
		pilosus (Dyar y Knab, 1906)	
		plectoporpe Root, 1927	
		rabelloi Forattini y Sallum, 1987	*Culex* (*Melanoconion*) *albinensis* en parte
		ribeirensis Forattini y Sallum, 1985	
		rooti Rozeboom, 1935	
		serratimarge Root, 1927	
		taeniopus Dyar y Knab, 1907	
		theobaldi (Lutz, 1904)	
		vaxus Dyar, 1920	*Culex* (*Melanoconion*) *educator* en parte
	Microculex	*davisi* Kumm, 1933	
		imitator Theobald, 1903	
		neglectus Lutz, 1904	
		pleuristriatus Theobald, 1903	
	Phenacomyia	*airozai* Lane, 1945	*Culex* (*Culex*) *airozai*
		corniger Theobald, 1903	*Culex* (*Culex*) *corniger*
	Phytotelmatomyia	*castroi* Casal y García, 1967	*Culex* (*Culex*) *castroi*
		hepperi Casal y García, 1967	*Culex* (*Culex*) *hepperi*
		renatoi Lane y Ramallho, 1960	*Culex* (*Culex*) *renatoi*
Haemagogus			
	Conopostegus	*leucocelaenus* (Dyar y Shannon, 1924)	
	Haemagogus	*janthinomys* Dyar, 1921	
		spegazzini Brèthes, 1912	
		capricornii Lutz, 1904	
Isostomyia			
		espini (Martini, 1914)	*Runchomyia* (*Isostomyia*) *espini*
		paranensis (Brèthes, 1910)	*Runchomyia* (*Isostomyia*) *paranensis*
Limatus			
		durhamii Theobald, 1901	
Lutzia			
	Lutzia	*bigoti* (Bellardi, 1862)	*Culex* (*Lutzia*) *bigoti*
Mansonia			
	Mansonia	*flaveola* (Coquillett, 1906)	
		humeralis Dyar y Knab, 1916	

Género	Subgénero	Especie (2016)	Especie (1985 - 2015)
		indubitans Dyar y Shannon, 1925	
		pseudotitillans (Theobald, 1901)	
		titillans (Walker, 1848)	
Onirion			
		brucei (del Ponte y Cerqueira, 1938)	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *belkini*
		personatum (Lutz, 1904)	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *personata*
Orthopodomyia			
		peytoni Carpintero y Leguizamón, 2005	
		fascipes (Coquillett, 1906)	
		sampaioi Da Costa Lima, 1935	
Psorophora			
	Grabhamia	*cingulata* (Fabricius, 1805)	
		confinnis (Lynch Arribálzaga, 1891)	
		dimidiata Cerqueira, 1943	
		paulli Paterson y Shannon, 1927	
		varinervis Edwards, 1922	
	Janthinosoma	*albigenu* (Peryassú, 1908)	
		albipes (Theobald, 1907)	
		cyanescens (Coquillett, 1902)	
		discrucians (Walker, 1856)	
		ferox (von Humboldt, 1819	
		lutzii (Theobald, 1901)	
	Psorophora	*ciliata* (Fabricius, 1794)	
		cilipes (Fabricius, 1805)	
		holmbergi Lynch Arribálzaga, 1891	
		ochripes (Macquart, 1850)	
		pallescens Edwards, 1922	
		saeva Dyar y Knab, 1906	
Runchomyia			
	Runchomyia	*frontosa* Theobald, 1903	
		reversa (Lane y Cerqueira, 1942)	
Sabethes			
	Davismyia	*petrocchiae* (Shannon y Del Ponte, 1928)	*Wyeomyia* (*Davismyia*) *petrocchiae*
	Peytonulus	*aurescens* (Lutz, 1905)	*Sabethes* (*Sabethinus*) *aurescens*
		identicus Dyar y Knab, 1907	*Sabethes* (*Sabethinus*) *identicus*
		soperi Lane y Cerqueira, 1942	*Sabethes* (*Sabethinus*) *soperi*
		undosus (Coquillett, 1906)	*Sabethes* (*Sabethinus*) *undosus*
	Sabethes	*albiprivus* Theobald, 1903	
		belisarioi Neiva, 1908	
		cyaneus (Fabricius, 1805)	
		purpureus (Theobald, 1907)	
	Sabethinus	*intermedius* (Lutz, 1904)	
		melanonymphe Dyar, 1924	
	Sabethoides	*chloropterus* (von Humboldt, 1819)	
Shannoniana			
		fluviatilis (Theobald, 1903)	
Toxorhynchites			
	Ankylorhynchus	*purpureus* (Theobald, 1901)	
	Lynchiella	*bambusicola* (Lutz y Neiva, 1913)	
		cavallierii García y Casal, 1967	
		guadeloupensis (Dyar y Knab, 1906)	
		h. separatus (Lynch Arribálzaga, 1891)	
		solstitialis (Lutz, 1904)	
		theobaldi (Dyar y Knab, 1906)	
Trichoprosopon			
		castroi Lane y Cerqueira, 1942	
		compressum Lutz, 1905	
		obscurum Lane y Cerqueira, 1942	
		pallidiventer (Lutz, 1905)	

Género	Subgénero	Especie (2016)	Especie (1985 - 2015)
		simile Lane y Cerqueira, 1942	
Uranotaenia			
	Uranotaenia	*apicalis* Theobald, 1903	
		davisi Lane, 1943	
		ditaenionota Prado, 1931	
		geometrica Theobald, 1901	
		lanei Martínez y Prosén, 1953	
		leucoptera Theobald, 1907	
		lowii Theobald, 1901	
		nataliae Lynch Arribálzaga, 1891	
		pulcherrima Lynch Arribálzaga, 1891	
Wyeomyia			
	Dendromyia	*luteoventralis* Theobald, 1901	
	Menolepis	*leucostigma* Lutz, 1904	
	Miamyia	*codiocampa* Dyar y Knab, 1907	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *codiocampa*
		limai Lane y Cerqueira, 1942	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *limai*
		lutzi (Da Costa Lima, 1930)	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *lutzi*
		oblita (Lutz, 1904)	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *oblita*
		sabethea Lane y Cerqueira, 1942	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *sabethea*
		serrata (Lutz, 1905)	*Wyeomyia* (*Wyeomyia*) *serrata*
	Nunezia	*lateralis* Petrocchi, 1927	
	Phoniomyia	*flabellata* (Lane y Cerqueira, 1942)	*Phoniomyia flabellata*
		fuscipes Edwards, 1922	*Phoniomyia fuscipes*
		muehlensi Petrocchi, 1927	*Phoniomyia muehlensi*
		pilicauda Root, 1928	*Phoniomyia pilicauda*
		quasilongirostris (Theobald, 1907)	*Phoniomyia quasilongirostris*
		tripartita (Bonne-Wepster y Bonne, 1921)	*Phoniomyia tripartita*
		diabolica (Lane y Forattini, 1952)	*Phoniomyia diabolica*
	Spilonympha	*mystes* Dyar, 1924	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *mystes*
	Triamyia	*aporonoma* Dyar y Knab, 1906	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *aporonoma*
	Wyeomyia	*arthrostigma* (Lutz, 1905)	
		medioalbipes Lutz, 1904	
	subgén. incierto	*melanocephala* Dyar y Knab, 1906	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *melanocephala*
	subgén. incierto	*serratoria* Dyar y Nuñez Tovar, 1927	*Wyeomyia* (*Dendromyia*) *serratoria*

1. Castro M, Garcia M, Bresanello MD. 1959 (1960). Diptera, Culicidae, Culicinae. I Jornadas entomoepidem Arg. 2: 547-562.
2. Darsie, RF. 1985. Mosquitoes of Argentina. Part I. Mosq Syst. 17: 153-253.
3. Duret JP. 1950. Lista de los mosquitos de la República Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 14: 297-318.
4. Dyar HG. 1928. The mosquitoes of the Americas. Carnegie Institution. 425pp.
5. Edwards FW. 1932. Genera *Insectorum*. L Desmert-Verteneuil.
6. Fabricius, JC. 1775. Systema entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species, & c. Flensburgi et Lipsiae.
7. Finlay CJ. 1881. El mosquito hipoteticamente considerado como agente de trasmision de la fiebre amarilla. An Real Acad Cs Méd, Fís y Nat de la Habana. 18: 147-169.
8. Forattini OP. 2002. Culicidologia médica: Identificação, biologia, epidemiologia. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo Press.
9. Harbach RE, Kitching IJ. 1998. Phylogeny and classification of the Culicidae (Diptera. Syst Entomol. 23: 327-370.
10. Harbach RE, Knight KL. 1980. Taxonomists' glossary of mosquito anatomy. Marlton, NJ: Plexus Publishing Inc Press.
11. Harbach RE, Knight KL. 1981. Corrections and additions to taxonomists' glossary of mosquito anatomy. Mosq Syst. 13: 201-217.
12. Harbach RE. 2014. http://mosquito-taxonomic-inventory.info/
13. Howard LO, Dyar HG, Knab F. 1917. The mosquitoes of North and Central America and the West Indies. Vol. 4. Washington: Carnegie Institution Press.
14. Lane J. 1953. Neotropical Culicidae. Vols. 1 y 2. Sao Paulo: University of São Paulo Press.
15. Latreille M. 1825. Familles naturelles du regne animal. Paris: J.B. Baillière Press.
16. Linneo C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 10 ° Edition. Stockholm: Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae Press.
17. Lynch Arribálzaga F. 1878. Descripción de tres nuevos Culicidae de Buenos Aires. Nar Arg . 1: 149-153.
18. Lynch Arribálzaga F. 1891a. Dipterologia Argentina. Rev Mus La Plata. 1: 347-377.
19. Lynch Arribálzaga F. 1891b. Dipterologia Argentina. Rev. Mus. La Plata. 2: 133-170.
20. Meigen JW. 1818. Systematische beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Vol. 1, Aachen.
21. Mitchell CJ, Darsie RF. 1985. Mosquitoes of Argentina. Part II. Mosq Syst. 17: 279-360.
22. Reinert JF, Harbach RE, Kitching IJ. 2009. Phylogeny and classification of tribe Aedini (Diptera: Culicidae). Zool J Linn Soc Lond. 157: 700-794.
23. Reinert JF. 2009. List of abbreviations for currently valid generic-level taxa in family Culicidae (Diptera). Eurp Mosq Bull. 27: 68-76
24. Robineau-Desvoidy DM. 1827. Essay sur la tribu des Culicides. Vol. 3. Mémoires de la Société d'Histoire Naturelle de Paris. 3. 390-413.
25. Ross R. 1897. On some peculiar pigmented cells foundin two mosquitos fed on malarial blood. Br Med J. 2 : 1786-8.
26. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1712.
27. Theobald FV. 1901. A Monograph of the Culicidae of the world. Anopheline. W. Clowes and sons, British Mus *et al*., Belgium.
28. Theobald FV. 1905. Genera *Insectorum*- Diptera, Fam. Culicidae. W. Clowes and sons, British Mus *et al*., Belgium.
29. Theobald FV. 1910. A Monograph of the Culicidae subfamily Anophelinae. W. Clowes and sons, British Mus *et al*., Belgium.
30. Wanninger, A. 2015. Morphology is dead – long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. Front Ecol Evol. 3:54.
31. Wiedemann CRW. 1828. Aussereuroplische zweifliigelige insekten. Hamm.
32. Wilkerson RC, Linton YM, 2015. Elevation of *Pseudoskusea*, *Rusticoidus* and *Protomacleaya* to valid subgenera in the mosquito genus *Aedes* based on taxon naming criteria recently applied to other members of the Tribe Aedini (Diptera: Culicidae). Parasit Vect. 8: 668.
33. Wilkerson RC, Linton YM, Fonseca DM, Schultz TR, Price DC, Strickman DA. 2012. Making mosquito taxonomy useful: A stable classification of tribe Aedini that balances utility with current knowledge of evolutionary relationships. Plos ONE. 10: 1-26.
34. Wilkerson RC, Peyton EL. 1990. Standarized nomenclature for the costal wing spot of the genus *Anopheles* and other spotted-wing mosquitoes (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 27: 207-224.
35. Zavortink TJ. 1974. The status of taxonomy of mosquitoes by the use of morphological characters. Mosq Syst. 6: 130-133.

Taxonomía clásica de mosquitos de Argentina: estado actual y proyecciones

Magdalena **Laurito**[1]
Marina **Stein**[2]

[1] Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET, Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC), FCEFyN. Córdoba, Córdoba.
[2] Área de Entomología. Instituto de Medicina Regional. Universidad Nacional del Nordeste y CONICET. Resistencia, Chaco.

mlaurito@conicet.gov.ar
marinastein66@gmail.com

Se presenta una revisión del estado actual de conocimiento taxonómico de las especies de Culicidae presentes en Argentina. Para cada tribu, género y subgénero se presenta información sobre los principales conflictos taxonómicos para la identificación de las especies, los nuevos aportes taxonómicos posteriores a la obra de Richard F. Darsie y los estados de desarrollo por especie desconocidos aún para la ciencia.

Taxonomía: concepto principios y fundamentos

Desde sus orígenes, el ser humano ha dado nombre a los organismos y entidades que lo rodean. El ordenamiento de esos nuevos conceptos y conocimientos impulsó al naturalista Linneo a formalizar un sistema de clasificación jerárquico (Linneo, 1758), en primera instancia para las plantas pero que luego se extendería a los demás reinos. Así surge la taxonomía moderna: ciencia que se dedica a descubrir y describir linajes, nombrarlos siguiendo un sistema binomial y clasificarlos, agrupando los taxa (de existencia real, Fig. 1) de acuerdo a atributos que tengan en común, en categorías taxonómicas inclusivas (concepto abstracto, Fig. 1).

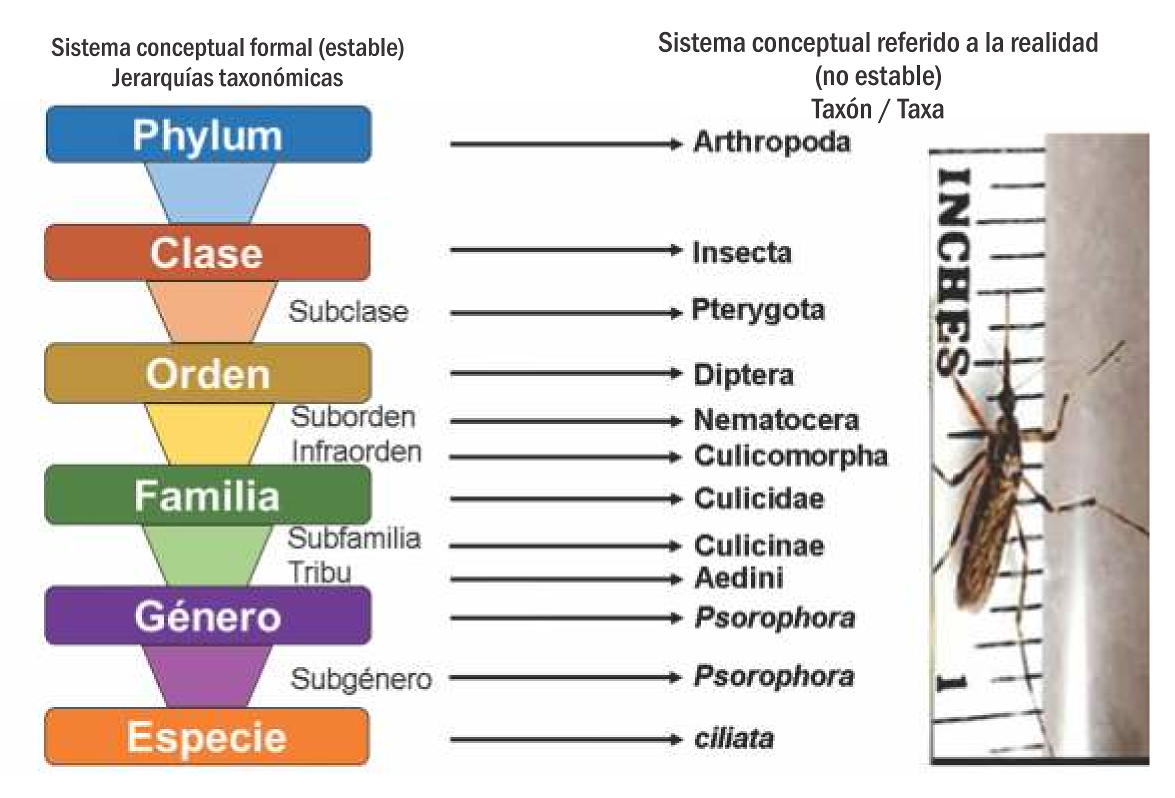


Figura 1. Categorías taxonómicas obligatorias y subordinadas más comunes en Culicidae (Diptera) y ejemplo de un sistema de clasificación aplicado a un taxón real.

Describir una especie implica encontrar caracteres diagnósticos que la diferencien de otras cercanas, delimitarla, caracterizarla, y otorgarle a dicho taxón un nombre binomial válido de acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999). Posteriormente se pretende ordenarla respecto a la diversidad ya conocida. Las clasificaciones pre-linneanas, agrupadas en el Esencialismo aristotélico, buscaban ordenar la biodiversidad con una finalidad práctica, sin preguntarse las causas subyacentes de la afinidad entre los taxa. Por el contrario, un sistema de clasificación natural busca explicar los niveles sucesivos de afinidad en los cuales se "ordena" naturalmente la vida basándose en los procesos que explican esa diversidad actual, es decir, interpretando las relaciones de parentesco entre los taxa y la evolución de los caracteres. En la segunda mitad de siglo XX, surge la Sistemática Filogenética, cuyos principios apuntan a obtener clasificaciones que reflejen las relaciones ancestro-descendiente entre los organismos reflejando el orden natural. Las dos escuelas de pensamiento de la Sistemática Filogenética, cuyos enfoques varían en concepciones y metodología son el Cladismo (Hennig *et al*., 1968) y el Evolucionismo (Simpson, 1961). Pocos años después, surge la escuela Feneticista (Sneath y Sokal, 1973) sosteniendo que es imposible que las clasificaciones representen la filogenia de un grupo aunque no cuestiona la teoría de la Evolución.

La taxonomía es el escenario actual, una fotografía instantánea de los taxa, resultado de un proceso evolutivo que no vemos pero que podemos inferir a partir de las relaciones de parentesco (inferencia filogenética) en base a la evolución de los caracteres (características heredables de un organismo) y de sus manifestaciones particulares (estados del carácter) (Fig. 2). Tantos siglos de Esencialismo vincularon de manera directa la práctica de la clasificación biológica con esta corriente por parte de los sistemáticos, atribuyéndole funciones netamente de inventario y llevándola al nivel de protociencia. Otro de los argumentos que intentan restarle rigor científico a la taxonomía es que carece de una hipótesis de trabajo. La especie, independientemente del concepto que se considere, es en sí misma una hipótesis que continuamente está siendo sometida a corroboración con cada determinación. Las especies de mosquitos no responden al concepto biológico dado que para definir a una especie según éste, son necesarios experimentos de cría, cruzamiento y oviposición en laboratorio, de gran dificultad, o comprobar el aislamiento reproductivo en la naturaleza. Hasta el momento el concepto de especie utilizado en mosquitos responde al concepto fenotípico, legado de la época de Linneo, Philippi y Dyar de los siglos XVIII, XIX y principios del XX, respectivamente, quienes describían especies en base a pocos ejemplares. La tendencia a realizar estudios integrales que abarcan aspectos morfológicos, bionómicos, genéticos y filogenéticos, entre otros, favorecerá a modificar el concepto biológico para alcanzar uno más natural como el concepto cohesivo de especie (Templeton, 1989). Cabe aclarar que determinar es ubicar un taxón no identificado en el grupo que corresponde en base a una clasificación que ya ha sido establecida. Pero la descripción de nuevos taxa, la incorporación de nuevos caracteres y/o el incremento del número de individuos de dicha especie, puede conducir a la pérdida del estatus taxonómico de especie, cayendo en sinonimia, así como un taxón puede ganarlo al reconocerse una homonimia o la naturaleza original de éste, hasta ese momento desconocida para la ciencia.

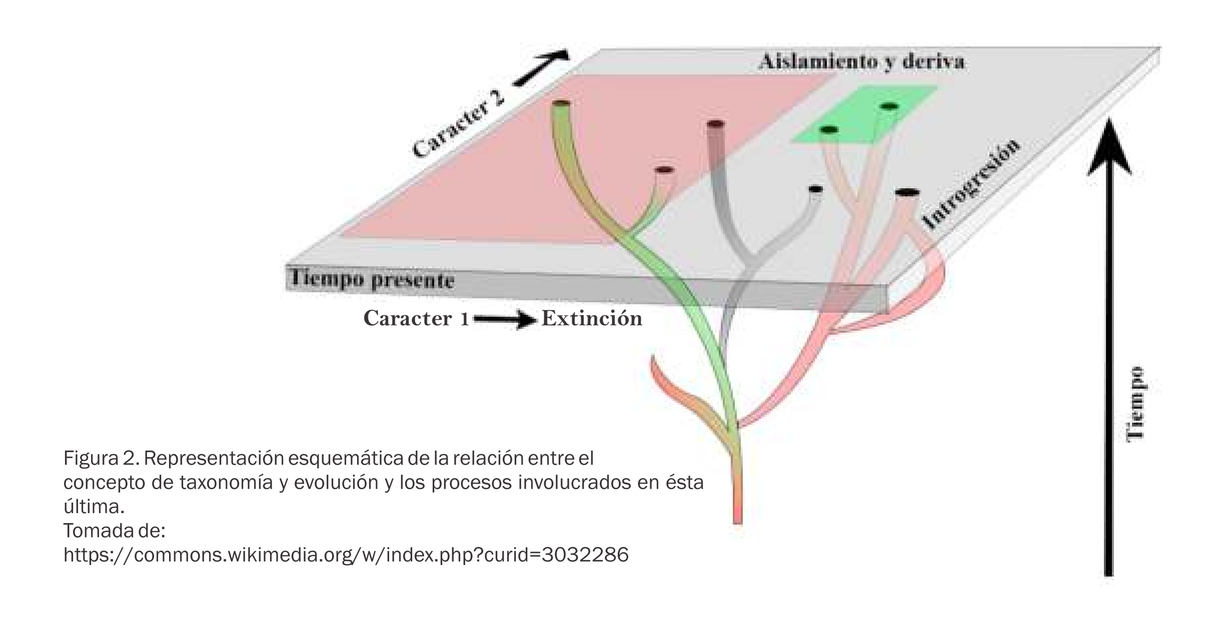


Figura 2. Representación esquemática de la relación entre el concepto de taxonomía y evolución y los procesos involucrados en ésta última.
Tomada de:
https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=3032286

Herramientas disponibles para la tarea taxonómica

En los últimos años se han desarrollado y puesto a disposición herramientas digitales y en papel, que facilitan la tarea de los taxónomos. *Walter Reed Biosystematics Unit* es una institución norteamericana cuyo propósito es conducir trabajos de investigación en sistemática de artrópodos de importancia médica. Dicha institución ha desarrollado un sitio web, http://wrbu.si.edu, que no solo reúne información relativa a mosquitos sino también a otros artrópodos hematófagos. Entre las herramientas del sitio se incluyen protocolos para la colecta, cría, preservación, montaje y envío de especímenes. Asimismo, pone a disposición tutoriales con figuras e ilustraciones, así como pasos para el reconocimiento de las partes anatómicas con énfasis en caracteres de relevancia taxonómica. Incluye además, un catálogo en el cuál es posible visualizar el estado de la nomenclatura de un nombre específico, su historia taxonómica incluyendo listas sinonímicas y vínculos a la literatura, que puede ser descargada. Las claves de identificación que pueden utilizarse desde el sitio son del tipo multiacceso, que superan el problema de las tradicionales de seguir secuencias fijas de identificación. Las claves desarrolladas son para estados inmaduros y adultos por región geográfica del globo y género.

El Dr. Ralph E. Harbach, del Natural History Museum de Londres ha desarrollado recientemente el Inventario Taxonómico de Mosquitos, http://mosquito-taxonomic-inventory.info/, cuyo objetivo es brindar una fuente de información actualizada sobre la diversidad mundial de Culicidae. La clasificación que sigue tiende a ser natural y se basa en resultados objetivos de inferencias filogenéticas, aunque muchos taxa se siguen conservando por tradición y conveniencia, sin ser monofiléticos, hasta tanto surja evidencia de cómo son sus relaciones de parentesco. El sitio incluye un glosario anatómico ilustrado; clasificaciones con diagnosis hasta el nivel de subgénero; caracteres morfológicos, bionómicos y de importancia sanitaria. Presenta además, la lista de especies válidas donde se menciona la autoría y el grupo genérico al que pertenece cada especie.

En relación a la taxonomía molecular es importante mencionar la Mosquito Barcoding Initiative, una de las campañas del proyecto global Barcode of Life, cuya finalidad es utilizar un fragmento corto y estandarizado de DNA (fragmento de ~650 pares de bases del gen mitocondrial citocromo *c* oxidasa subunidad I), para la identificación de especies y para acelerar el descubrimiento de la biodiversidad que aún se desconoce, además de descubrir complejos de especies, un evento común en este grupo taxonómico. El sitio, http://connect.barcodeoflife.net/group/mosquitobarcoding, se ha creado para facilitar la comunicación entre investigadores a nivel mundial interesados en el estudio de códigos de barras de mosquitos.

Para la región neotropical, la obra más reciente y actualizada comprende el libro del Dr. Oswaldo P. Forattini (2002), “Culicidologia Médica”, el cual incluye aspectos de la biología y epidemiología así como claves de identificación para hembras, larvas de estadio IV y genitalia masculina a nivel de especie para los grupos más importantes. Particularmente para Argentina, las últimas claves de identificación publicadas son las de Richard F. Darsie (1985) para hembras y larvas. Si bien estas claves tienen más de 30 años y se han registrado numerosas especies así como descripto estados de desarrollo que al momento de publicación se desconocían y sin mencionar los sustanciales cambios producidos en la nomenclatura y clasificación tales como sinonimias, elevación de rangos, entre otros, la obra de Darsie continúa siendo una herramienta de gran valor no solo para taxónomos sino también para otras áreas que requieren determinar especies de mosquitos.

Culicidae en Argentina: estado del conocimiento taxonómico

Actualmente se han registrado para Argentina 242 especies de Culicidae (Rossi, 2015) de ambas subfamilias, 35 especies de Anophelinae y 207 de Culicinae según se detalla en la Tabla 1. La nomenclatura para los caracteres morfológicos en el presente texto corresponde a Harbach y Knight (1980, 1982), que también se encuentra disponible en Harbach (2016). Las abreviaturas del grupo genérico se abrevian según Reinert (2009).

Subfamilia Anophelinae

La subfamilia Anophelinae está representada en Argentina por 35 especies, agrupadas en dos géneros (Tabla 1), siendo *Anopheles* el más numeroso. Si bien para la mayoría de las especies se conocen todos los estados de desarrollo, incluyendo el huevo, aún faltan por conocer y describir el macho y la larva de *An.* (*Anopheles*) *evandroi* y *An.* (*Nysorrynchus*) *nigritarsis* y la larva de *An.* (*Ano.*) *tibiamaculatus* (Tabla 2). La clave de identificación de Darsie (1985) para hembras y larvas incluye las especies de Anophelinae registradas hasta ese momento sin aparentes conflictos de identificación. A pesar de ello, muchos dilemas resultan subjetivos y algunos caracteres presentan un solapamiento evidente dificultando la determinación inequívoca. Forattini (2002) elaboró claves de identificación de especies para hembras, genitalia masculina y larvas de los representantes neotropicales de *Anopheles* que incluye a los de Argentina. Las especies del subgénero *Kerteszia* no presentan categorías infra-subgenéricas ni problemas de identificación tanto en el estado adulto, hembras y genitalia masculina, como en el estadio larval IV. Las 12 especies pertenecientes al subgénero *Anopheles* de Argentina se agrupan en las secciones Angusticorno y Laticorno (Harbach, 2004) y si bien no forman parte de complejos formales, *An.* (*Ano.*) *punctimacula* y *An.* (*Ano.*) *evandroi* no pueden diferenciarse morfológicamente. Las especies agrupadas en el subgénero *Nyssorhynchus* de Argentina pertenecen a las secciones Albimanus, Argyrytarsis y Myzhorhynchella (Harbach, 2004). Por último, se ha diferenciado entre poblaciones de *An.* (*Ano.*) *pseudopunctipennis* de Argentina y Bolivia (Dantur-Juri *et al.*, 2011) en base a morfometría geométrica.

Subfamilia Culicinae

Las especies de la subfamilia Culicinae en el país se organizan en 19 géneros. En los últimos 40 años se han publicado numerosos trabajos argentinos sobre Culicinae incluyendo aspectos ecológicos, de distribución, taxonómicos, filogenéticos, morfogeométricos, moleculares, filogeográficos y de control. Sin embargo, restan muchos aspectos por esclarecer ya que aún existen dificultades reales al momento de la identificación específica de la fauna argentina debido a las contradicciones entre distintos autores, descripciones incompletas hechas en base a pocos especímenes y sin ilustraciones, estados de desarrollo aún desconocidos, además de la problemática intrínseca a cada grupo. Los estados de desarrollo por especie de culicinos de Argentina, desconocidos para la ciencia, se listan en la Tabla 2.

Aedini

Aedini es la tribu más grande de la subfamilia e incluye actualmente 47 especies reconocidas en el país (Rossi, 2015). Los principales aportes realizados a la taxonomía de especies de esta tribu incluyen trabajos descriptivos muy completos, de todos los estados de desarrollo (excepto el huevo) con ilustraciones y fotografías muy claras, basadas en numerosos individuos de distintas localidades, considerando variabilidad intraespecífica y datos de bionomía, distribución y caracteres para diferenciarlas de especies cercanas. El estado adulto de *Psorophora* (*Grabhamia*) *varinervis* y *Ps.* (*Psorophora*) *pallescens* fueron redescriptos, y las pupas y larvas, descriptas e ilustradas por Rossi *et al.* (2008) y Stein *et al.* (2009), respectivamente; la hembra de *Ps.* (*Gra.*) *paulli* fue redescripta y la pupa, larva y genitalia masculina fueron descriptas e ilustradas por Stein *et al.* (2013). Las claves disponibles no incluyen las larvas de *Ps.* (*Gra.*) *paulli*, *Ps.* (*Gra.*) *varinervis* y *Ps.* (*Pso.*) *pallescens* ya que fueron descriptas con posterioridad y es necesario recurrir a sus descripciones para encontrar los caracteres que permiten diferenciarlas de especies cercanas. En la obra de Forattini (2002), se incluye una clave de identificación para el género *Psorophora*, basada en la genitalia del macho solo a nivel subgenérico.

Algunas de las especies de Argentina presentan cierta dificultad para lograr su determinación taxonómica. Entre los representantes del género *Aedes*, *Ae.* (*Ochlerotatus*) *hastatus* y *Ae.* (*Och.*) *oligopistus* no pueden ser diferenciadas utilizando la clave de Darsie (1985) ni la de Forattini (2002) en el estado de hembra, pero sí por la genitalia masculina y el estadio larval IV en esta última. Por otro lado, *Ae.* (*Och.*) *serratus* presenta caracteres polimórficos en el patrón de escamas del escudo según Darsie (1985) y no es posible diferenciarla de *Ae.* (*Och.*) *nubilus* según este autor. Esta última especie no está incluida en las claves para hembras y genitalia masculina de Forattini (2002). *Aedes* (*Och.*) *rhyacophilus*

no está incluida en las claves de Darsie (1985) y si bien, según Forattini (2002), solo puede diferenciarse de *Ae.* (*Och.*) *scapularis* por la forma de la mancha del escudo, el cual es un carácter muy subjetivo, resulta inevitable la confusión de ambas especies en el estado de larva y la genitalia de los machos. *Aedes* (*Och.*) *jorgi* no fue incluida en ninguna de las dos claves ya que su descripción fue publicada con posterioridad. Sin embargo, los autores presentan una clave en donde diferencian la hembra de *Ae.* (*Och.*) *jorgi*, de *Ae.* (*Och.*) *pennai*, *Ae.* (*Och.*) *stigmaticus* y *Ae.* (*Och.*) *fulvus* (Carpintero y Leguizamón 2000).

En relación al género *Haemagogus*, *Hg.* (*Haemagogus*) *janthinomys* y *Hg.* (*Hag.*) *capricornii* no se diferencian por caracteres de la hembra ni la larva según Darsie (1985) y Forattini (2002); la única diferencia que puede establecerse es en la forma del ápice del edeago y el tamaño y cantidad de espículas en la misma estructura según Forattini (2002).

Culicini

La tribu Culicini está representada por 105 especies en Argentina y agrupadas en los géneros *Lutzia* y *Culex*. El género *Culex* incluye 77 especies agrupadas en ocho subgéneros (Rossi, 2015). Los subgénero *Anoedioporpa*, *Culex*, *Melanoconion* y *Microculex* están organizados en clasificaciones informales que de acuerdo al subgénero incluye secciones, series, grupos, subgrupos y complejos (Harbach, 2016). *Culex* y *Melanoconion* son subgéneros muy numerosos y bien representados en el país con 28 y 33 especies, respectivamente, presentan formas excepcionales y caracteres polimórficos, y las hembras son muy similares entre sí. El subgénero *Culex* incluye complejos de especies, definidos como grupos de especies que satisfacen el concepto biológico (Dobzhansky, 1937; Mayr, 1942) pero no son distinguibles por caracteres morfológicos o sólo por un número muy reducido.

Los principales aportes realizados a la taxonomía de especies del género *Culex* de Argentina abarcan descripciones y redescipciones del subgénero *Culex*. Se trata de trabajos descriptivos muy completos, de todos los estados de desarrollo (excepto el huevo) con ilustraciones y fotografías muy claras, basadas en numerosos individuos de distintas localidades, considerando variabilidad intraespecífica y datos de bionomía, distribución y caracteres para diferenciarlas de especies cercanas. *Culex* (*Cux.*) *brethesi*, *Cx.* (*Cux.*) *apicinus*, *Cx.* (*Cux.*) *saltanensis* y *Cx.* (*Cux.*) *acharistus* fueron redescriptas en todos sus estados de desarrollo por Rossi (2006), Rossi *et al*. (2008) y Laurito *et al*. (2008 y 2009), respectivamente. La larva y la pupa de *Cx.* (*Cux.*) *interfor*, *Cx.* (*Cux.*) *ameliae* y *Cx.* (*Cux.*) *articularis* y *Cx.* (*Cux.*) *lahillei* fueron descriptas por Mureb-Sallum *et al.* (1996) y Laurito *et al*. (2011a y b), respectivamente, y los adultos de *Cx.* (*Cux.*) *interfor* y *Cx.* (*Cux.*) *lahillei*, redescriptos en todos sus estados. Por último, la hembra y los estados inmaduros de *Cx.* (*Cux.*) *cuyanus* fueron descriptos por Rossi *et al.* (2006) y el macho de *Cx.* (*Cux.*) *scheuberi* fue descripto por Carpintero y Leguizamón (2004a). Los problemas para identificar especies de *Cx.* (*Cux.*) de Argentina son intrínsecos al subgénero, el cual es altamente polimórfico y con numerosas formas excepcionales cuyos caracteres, de hembras y larvas, se superponen. Son por lo tanto, rasgos de la genitalia masculina los que permiten la identificación inequívoca de las especies, lo cual no es útil durante estudios epidemiológicos. Las claves de Darsie (1985) no permiten para este subgénero identificar muchas especies presentes ya que, posterior a su edición, se han descripto los estados de desarrollo de numerosas especies así como nuevos subgéneros. Por lo tanto, dichas claves actualmente pueden utilizarse como una aproximación, siendo necesario recurrir a las descripciones y redescripciones de las especies para intentar sus determinaciones taxonómicas.

En relación al subgénero *Melanoconion*, la clave para hembras elaborada por Darsie (1985) no incluye a las siguientes especies cuyas hembras fueron descriptas con posterioridad: *Cx.* (*Mel.*) *bahiensis* (Lestani y Rossi, 2012), *Cx.* (*Mel.*) *oedipus*, *Cx.* (*Mel.*) *plectoporpe* (Forattini y Mureb-Sallum, 1987), *Cx.* (*Mel.*) *vaxus* (Forattini y Mureb-Sallum, 1993a), *Cx.* (*Mel.*) *lopesi* (Forattini y Mureb-Sallum, 1990), *Cx.* (*Mel.*) *inadmirabilis* (Forattini y Mureb-Sallum, 1993b), *Cx.* (*Mel.*) *ribeirensis* (Forattini y Mureb-Sallum, 1985) y *Cx.* (*Mel.*) *rebelloi* (Forattini y Mureb-Sallum, 1987). *Cx.* (*Mel.*) *dunni* tampoco fue incluida debido a que su hallazgo en el país fue posterior a la clave elaborada por Darsie (Rossi, 1997). Una reciente contribución al conocimiento de este subgénero, corresponde al registro de *Cx.* (*Mel.*) *bahiensis* con la redescripción del macho y la descripción, con ilustraciones y fotografías de la hembra y los estados inmaduros (pupa y larva IV) incluyendo datos de bionomía, realizado por Lestani y Rossi (2012). Se desconocen aún las hembras de: *Cx.* (*Mel.*) *aliciae*, *Cx.* (*Mel.*) *bejaranoi*, *Cx.* (*Mel.*) *lucifugus*, *Cx.* (*Mel.*) *martinezi*, *Cx.* (*Mel.*) *orfilai*, *Cx.* (*Mel.*) *pavlovskyi* y *Cx.* (*Mel.*) *serratimarge*. Entre las especies incluidas en Darsie (1985), no es posible diferenciar las hembras de *Cx.* (*Mel.*) *pilosus* y *Cx.* (*Mel.*) *rooti* (Grupo Pilosus); *Cx.* (*Mel.*) *intrincatus*, *Cx.* (*Mel.*)

misionensis, *Cx.* (*Mel.*) *glyptosalpinx* y *Cx.* (*Mel.*) *idottus* (Grupo Intrincatus); *Cx.* (*Mel.*) *bastagarius* y *Cx.* (*Mel.*) *dureti* (Grupo Bastagarius).

En relación a las especies no incluidas en la clave de larvas de Darsie (1985), *Cx.* (*Mel.*) *delpontei* no había sido descripta al momento de la edición de la obra y muchas otras permanecen desconocidas al día de hoy (Tabla 2). Las claves para hembras y genitalia masculina en Forattini (2002) no incluyen a todas las especies y no se elaboró clave de larvas del subgénero ya que se desconocía un número importante de las especies neotropicales. Es por ello que, con las claves disponibles es posible lograr una aproximación a las secciones y grupos en términos generales, siendo indispensable recurrir a las descripciones y redescripciones de las especies para intentar su determinación taxonómica.

El subgénero *Allimanta* es monobásico y *Cx.* (*Alm.*) *tramazayguesi* su representante. Originalmente, esta especie fue descripta en el subgénero *Culex* del cual resulta difícil de diferenciar en el estado de larva y hembra. Según Harbach (2016), la hembra puede ser determinada en base a la combinación de un conjunto de caracteres y según Darsie (1985), porque el tarsómero posterior 1 es más corto que la tibia posterior. En la práctica dichos rasgos se presentan de forma variable mostrando solapamiento con especies del subgénero *Culex*. La genitalia masculina presenta rasgos únicos (Casal y García 1968). La especie es endémica de Argentina y su registro más austral es en la provincia de Neuquén (Grech *et al*., 2012).

El subgénero *Anoedioporpa* posee un único representante en Argentina, *Cx.* (*And.*) *chaguanco*. De esta especie solo se conoce el macho y su genitalia se parece a la de *Melanoconion*, lo que sugiere ancestralidad común (Harbach *et al*., 2012). Si bien los autores que describieron la especie colectaron larvas de huecos de árboles en la provincia de Salta, solo obtuvieron machos sin caracterizar a los estados inmaduros.

El principal aporte a la taxonomía del subgénero *Microculex* en el país, incluye la descripción de la pupa y la redescripción completa del estadio larval IV de *Cx.* (*Mcx.*) *imitator* incluyendo información taxonómica para su identificación inequívoca con especies cercanas realizado por Bangher *et al*. (2014). La determinación del subgénero en base a las hembras según Darsie (1985) se dificulta ya que se superponen caracteres con el subgénero *Anoedioporpa*, no así en la clave de larvas. De las cuatro especies de *Microculex* registradas en Argentina, el autor solo incluyó a *Cx.* (*Mcx.*) *davisi* y *Cx.* (*Mcx.*) *imitator* ya que *Cx.* (*Mcx.*) *neglectus* y *Cx.* (*Mcx.*) *pleuristriatus* se registraron posteriormente por Rossi y Lestani (2014). La obra de Forattini (2002) contiene solo una clave de hembras hasta nivel subgenérico.

El subgénero *Phenacomyia* fue creado por Harbach y Peyton (1992) para incluir especies que hasta ese momento pertenecían al subgénero *Culex*. No ha habido nuevos aportes ni taxonómicos ni bionómicos de las especies de este subgénero en Argentina si bien se desconocen aún los estados inmaduros de *Cx.* (*Phc.*) *airozai* (Tabla 2). Debido a que la creación del subgénero fue posterior a la clave de Darsie (1985), las especies de *Phenacomyia* se encuentran entre las de *Cx.* (*Cux.*) siendo por lo tanto más útil, la clave de Forattini (2002). De todos modos y debido a la similitud morfológica, es conveniente acudir a las descripciones de las especies para intentar su determinación taxonómica.

El subgénero *Phytotelmatomyia* fue propuesto por Rossi y Harbach (2008) y agrupa especies que formaban parte de *Culex*, subgénero del cual junto con *Phenacomyia*, solo resulta claramente diferenciable por los estados inmaduros, y escasamente por la hembra y la genitalia masculina. La diagnosis del subgénero *Phytotelmatomyia* se llevó a cabo con material tipo de *Cx.* (*Phy.*) *hepperi* (holotipo, alotipo y paratipos) y *Cx.* (*Phy.*) *castroi* (holotipo y paratipos) así como especímenes de campo de las dos especies mencionadas y de *Cx.* (*Phy.*) *renatoi*, todos colectados en Argentina. El trabajo incluye además la comparación y diferenciación práctica de los estados de desarrollo de *Phytotelmatomyia* y los subgéneros más cercanos tanto en una tabla como en dibujos de excelente calidad. El subgénero *Phytotelmatomyia* no aparece como tal en las claves disponibles para Argentina ni en Forattini (2002) y si se agrega el solapamiento de caracteres con los subgéneros *Culex* y *Phenacomyia*, la determinación se torna muy dificultosa.

Aedeomyiini

La tribu Aedeomyiini incluye un solo género y dos especies. *Aedeomyia* (*Ady.*) *squamipennis*, la especie registrada en Argentina fue descripta en el siglo XIX en base a especímenes de Buenos Aires, su localidad tipo (Lynch Arribálzaga, 1878).

Mansoniini

Esta tribu comprende dos géneros: *Mansonia* y *Coquillettidia*. Los problemas para identificar especies de *Mansonia* de Argentina se concentran en el estado de larva, ya que *Ma.* (*Mansonia*) *flaveola* y *Ma.* (*Man.*) *pseudotitillans* no pueden diferenciarse por este estado de desarrollo según Darsie (1985) y *Ma.* (*Man.*) *indubitans* y *Ma.* (*Man.*) *titillans* presentan caracteres polimórficos y pueden superponerse. Las hembras de *Coquillettidia* (*Rhynchotaenia*) no se conoce mientras que *Cq.* (*Rhy.*) *juxtamansonia* se comenzó a registrar en el país a partir de 1994 (Rossi *et al*., 2002), esta última se incluye en las claves para hembras y genitalia masculina desarrolladas por Forattini (2002). Respecto a las larvas, Darsie (1985) solo incluyó a *Cq.* (*Rhy.*) *nigricans*, *Cq.* (*Rhy.*) *chrysonotum* y *Cq.* (*Rhy.*) *venezuelensis* ya que de las demás especies se desconoce ese estado de desarrollo (Tabla 2), excepto *Cq.* (*Rhy.*) *juxtamansonia* que hasta ese momento no se la había colectado en el país. Forattini (2002) no ha incluido claves de larvas de las especies de *Coquillettidia*.

Orthopodomyiini

La tribu Orthopodomyiini es monotípica y *Orthopodomyia* el género que agrupa a sus representantes. El principal aporte a la taxonomía del género en Argentina incluye la descripción del macho y primer registro de *Or. peytoni* en base a especímenes de la Patagonia (Carpintero y Leguizamón, 2004b). De las tres especies registradas para el país, Darsie (1985) solo incluye a *Or. sampaioi* ya que la hembra y la larva de *Or. peytoni* aún permanecen desconocidas y *Or. fascipes* fue registrada posteriormente por Rossi y Lestani (2014).

Sabethini

Sabethini es una tribu de difícil caracterización debido a la variabilidad de los grupos que incluye. En Argentina, la tribu está representada por 47 especies agrupadas en ocho géneros. Entre los aportes a la taxonomía más reciente, se incluye la descripción original de la larva y la pupa de *Isostomyia paranensis* y la redescripción del macho y la hembra, con dibujos de todos los estados de desarrollo de excelente calidad, además de la diferenciación de la especie con *Is. lunata* y la discusión de la ubicación taxonómica de la especie realizado por Campos y Zavortink (2010). Los representantes de ese género en el país, comprende dos especies: *Is. espini* e *Is. paranensis*, cuyas hembras y larva de *Is. espini* se incluyen en Darsie (1985) pero como miembros del género *Runchomyia*. En relación al género *Limatus*, *Li. durhamii*, es el único representante en Argentina. El género *Onirion* fue propuesto por Harbach y Peyton (2000) para incluir especies que antes pertenecían a *Wyeomyia*. De las dos especies registradas en Argentina, solo *On. personatum* se incluye en las claves de Darsie (1985) pero dentro del género *Wyeomyia*, mientras que *On. brucei* fue incluida como *Wy. belkini*, especie que posteriormente Harbach y Peyton (2000) consideran sinónimo de *On. brucei*. El género *Runchomyia* está representado por dos especies, ambas incluidas en Darsie (1985). *Sabethes* está representado por 12 especies en cinco subgéneros y no ha habido aportes recientes en relación a su taxonomía, los cuales serían útiles, dado que las claves dicotómicas disponibles para las hembras, se basan en la coloración de escamas y cerdas, pudiendo resultar subjetiva al momento de la identificación de las especies. Cabe resaltar que las hembras *Sa.* (*Sabethinus*) *intermedius* y *Sa.* (*Sbn.*) *melanonymphe* según Forattini (2002) son diferenciables, en contraposición a lo que menciona Darsie (1985); la hembra y la larva de *Sa.* (*Davismyia*) *petrocchiae* se incluyen en las claves de Darsie (1985) pero como miembro de *Wyeomyia* ya que Harbach y Peyton (1990), transfirieron el subgénero *Davismyia* de *Wyeomyia* a *Sabethes*. Las larvas de *Sa.* (*Sab.*) *purpureus* y *Sa.* (*Sab.*) *cyaneus* no pueden diferenciarse siguiendo la clave de Darsie (1985) y desafortunadamente Forattini (2002), no desarrolló clave para los estados inmaduros del género. Argumentando que la larva de *Sa.* (*Sab.*) *albiprivus* permanecía desconocida para la ciencia hasta el momento de la edición de la clave de Darsie (1985) no fue incluida, aunque ya había sido descripta por Forattini, León y Rabelo (1965). Por último, la larva de *Sa.* (*Sab.*) *belisaroi* tampoco se incluye ya que permanece desconocida. Para el género *Shannoniana*, se ha registrado una sola especie *Sh. fluviatilis* la cual se haya incluida en las claves genéricas de Darsie (1985). Para el género *Trichoprosopon* se conocen cinco especies, las que si bien están incluidas, sin aparente dificultad, en la clave de las hembras de

Darsie (1985), los dilemas presentan cierto grado de relatividad y valores de relaciones entre estructuras cuyos límites no son claros. Un escenario subjetivo se evidencia también en la clave de larvas del género, a lo que debe sumarse que permanecen desconocidos los estados inmaduros de *Tr. castroi* y *Tr. obscurum*. El género *Wyeomyia* está representado por 22 especies agrupadas en ocho subgéneros, permaneciendo dos especies sin asignación subgenérica. En la clave de hembras elaborada por Darsie (1985) para el género, se incluyen todas las especies excepto las del subgénero *Phoniomyia* ya que éste se consideró género hasta que Judd (1998) le asignó la categoría de subgénero de *Wyeomyia* durante la revisión de éste último. Cabe aclarar que las especies de *Wy.* (*Pho.*) se consideran en la clave de Darsie (1985). Harbach y Peyton (2000) sinonimizaron a *Wy. belkini* con *On. brucei* y la combinación *Wy. personata* no es válida ya que la correcta es *On. personatum*, por lo que deben desestimarse ambas de la clave de hembras de Darsie (1985). *Wyeomyia* (*Pho.*) *fuscipes* fue omitida en las claves de Darsie (1985), aunque la especie ya había sido registrada para la provincia de Misiones en 1965 (Rossi, 2015), mientras que *Wy.* (*Wyo.*) *medioalbipes* se registró en el país, con posterioridad, por Rossi y Lestani (2014). Las larvas de *Wy.* (*Dendromyia*) *luteoventralis*, *Wy. serratoria, Wy.* (*Nuz.*) *lateralis*, *Wy.* (*Pho.*) *flabellata* y *Wy.* (*Pho.*) *tripartita* tampoco se incluyeron en la clave ya que la primera se describió con posterioridad a la edición de la obra por Motta y Lourenço-de-Oliveira (1995), mientras que los estados inmaduros de las otras cuatro, permanecen al día de hoy desconocidas para la ciencia.

Toxorhynchitini

En esta tribu están incluidos los mosquitos de mayor tamaño y a pesar de carecer del hábito hematófago, resultan de interés por el canibalismo de las larvas. En Argentina se incluyen siete especies en dos subgéneros. El principal aporte realizado a la taxonomía del género *Toxorhynchites* abarca la redescripción completa de la larva y la pupa así como la descripción original del aparato bucal de *Tx.* (*Lynchiela*) *guadeloupensis* con dibujos de excelente calidad desarrollado por Augier *et al*. (2003). Las larvas de *Tx.* (*Lyn.*) *guadeloupensis*, *Tx.* (*Lyn.*) *solstitialis* y *Tx.* (*Ankylorhynchus*) *purpureus* no fueron incluidas en la clave de Darsie (1985) ya que las descripciones disponibles para la época eran pobres e inadecuadas para la determinación taxonómica. En la actualidad, solo se desconoce el macho de *Tx.* (*Lyn.*) *cavalierii*.

Uranotaeniini

La tribu Uranotaeniini es monotítipa y en Argentina el género está representado por nueve especies. *Uranotaenia* (*Uranotaenia*) *leucoptera* no se incluye en las claves de Darsie (1985) ya que su registro fue posterior (Rossi, 1997). Las larvas de *Ur.* (*Ura.*) *davisi* y *Ur.* (*Ura.*) *lanei* no se incluyen porque permanecen desconocidas, mientras que *Ur.* (*Ura.*) *ditaenionota* se omitió debido a que la descripción de la especie era somera y no destacaba caracteres que pudieran ser utilizados en la clave.

Proyecciones y necesidades futuras

Teniendo en cuenta que no sólo dentro del subconjunto pequeño de especies de mosquitos vectores de enfermedades, la similitud morfológica entre especies cercanas plantea problemas prácticos y académicos para el control de enfermedades, también la taxonomía convencional y la inferencia filogenética, como así también la diversidad morfológica de estos mosquitos ha confundido los esfuerzos para delimitar muchos grupos supraespecíficos y reconstruir su historia evolutiva. Por esta razón es necesario, en particular en Argentina, comenzar a considerar que tanto las características morfológicas como las moleculares son útiles al momento de realizar estudios taxonómicos y filogenéticos. Pero considerando que actualmente, gran parte de estos estudios se basan en ejemplares únicos presentes en colecciones entomológicas, y que los mosquitos conservados en ellas de alguna forma dificultan los análisis moleculares convencionales, este obstáculo puede ser sustancial. Por lo tanto, existe la necesidad urgente de nuevas colecciones en los museos de instituciones universitarias de Argentina, en particular de regiones de alta biodiversidad, como es el norte, como así también su correcta criopreserva-

ción o preservación que permita estudios moleculares. Las claves publicadas por Darsie en 1985, hace más de 30 años, han servido como herramientas esenciales para la labor de generaciones de taxónomos, ecólogos y epidemiólogos. El valor de estas claves, que además de haber sido publicadas en inglés y español, presentan información morfológica de la hembra y larva de ambas subfamilias, datos de la distribución por provincias y bibliografía, debe ser explícitamente reconocido ya que no ha habido obra de tal magnitud y envergadura comparable. Asimismo es necesario elaborar nuevas claves para Argentina que incluyan los registros posteriores así como los estados de desarrollo descriptos y redescriptos hasta la fecha.

En la medida en que el sistema actual de clasificación genérico incluya grupos parafiléticos y polifiléticos que contienen numerosas especies, es evidente que la inclusión de sólo uno o pocos ejemplares genéricos puede ser engañoso, y que un muestreo más representativo es necesario (Reidenbach *et al*., 2009). Asimismo los caracteres tomados de estadios individuales no producirán hipótesis que sean tan robustas como las surgidas a partir del conjunto de datos compuesto por las características de la mayoría de los estados de vida, lo que proporcionaría un sistema de clasificación más natural (Judd, 1996). Todos los estados deben ser estudiados para reconstruir las líneas fenéticas, la evidencia de las relaciones no siempre puede ser encontrada fácilmente en un solo estado (Belkin, 1962). De allí la necesidad de estudios de campo que tengan como objetivo específico los estudios taxonómicos y sistemáticos, que permitan obtener ejemplares para conservar adecuadamente. Asimismo es necesario un sistema nacional que centralice datos de todas las colecciones, en particular de Culicidae, que permita su consulta y acceso desde cualquier centro de estudio universitario o de ciencia y técnica del país y la región.

Tabla 1. Número de especies de mosquitos (Diptera: Culicidae) registradas en Argentina según Rossi (2015) y su organización taxonómica hasta el nivel subgenérico.

Subfamilia	Género	Subgénero	N° de especies
Anophelinae	*Anopheles* Meigen	*Anopheles* Meigen	12
		Kerteszia Theobald	3
		Nyssorhynchus Blanchard	19
	Chagasia Cruz		1
Culicinae	*Aedeomyia* Theobald	*Aedeomyia* Theobald	1
	Aedes Meigen	*Georgecraigius* Reinert, Harbach y Kitching	1
		Howadina Theobald	4
		Ochlerotatus Lynch Arribálzaga	17
		Stegomyia Theobald	2
		incierto	2
	Coquillettidia Dyar	*Rhynchotaenia* Brethés	10
	Culex L.	*Aedinus* Lutz	1
		Allimanta Casal y García	1
		Anoedioporpa Dyar	4
		Culex L.	29
		Melanoconion Theobald	33
		Microculex Theobald	4
		Phenacomyia Harbach y Peyton	2
		Phenacomyia Rossi y Harbach	3
	Haemagogus Williston	*Conopostegus* Dyar	1
		Haemagogus Williston	3
	Isostomyia Coquillet		2
	Limatus Theobald		1
	Lutzia Theobald	*Lutzia*Theobald	1
	Mansonia Blanchard	*Mansonia* Blanchard	5
	Onirion Harbach y Peyton		2
	Orthopodomyia Theobald		3
	Psorophora Robineau-Desvoidy	*Grabhamia*Theobald	5
		Janthinosoma Lynch Arribálzaga	6
		Psoorophora Robineau-Desvoidy	6
	Runchomyia Theobald	*Runchomyia* Theobald	2
	Sabethes Robineau-Desvoidy	*Davismyia* Lane y Cerqueira	1
		Peytonulus Harbach	4
		Sabethes Robineau-Desvoidy	4
		Sabethinus Lutz	2
		Sabethoides Theobald	1
	Shannoniana Lane y Cerqueira		1
	Toxorhynchites Theobald	*Ankylorhynchus* Lutz	1
		Lynchiella Lahille	6
	Trichoprosopon Theobald		5
	Uranotaenia Lynch Arribálzaga	*Uranotaenia* Lynch Arribálzaga	9

Género	Subgénero	N° de especies
Wyeomyia Theobald	*Dendromyia* Theobald	1
	Menolepis Lutz	1
	Miamyia Dyar	6
	Nunezia Dyar	1
	Phoniomyia Theobald	7
	Spilonympha Motta y Lourenço-de-Oliveira	1
	Triamyia Dyar	1
	Wyeomyia Theobald	2
	incierto	2

Tabla 2. Estados de desarrollo conocidos (C) y desconocidos (D) de las especies registradas para Argentina según Rossi (2015).

				Estado			
Tribu	Género	Subgénero	Especie	Larva	Pupa	Hembra	Macho
Aedini	*Aedes*	*Howardina*	*aurivitattus*	D	C	C	C
			martinezi	D	D	C	C
			pseudodominicii	D	D	C	C
			vanemdeni	D	D	D	C
		Ochlerotatus	*fulvus*	D	D	C	D
			jorgi	D	D	C	D
			meprai	D	D	C	D
			nubilus	D	D	C	C
			raymondi	D	D	C	D
			stigmaticus	D	D	C	D
			synchytus	D	D	C	C
	Psorophora	*Grabhamia*	*dimidiata*	D	D	C	C
		Psorophora	*ochripes*	D	D	C	D
			saeva	D	D	C	D
Culicini	*Culex*	*Anoedioporpa*	*chaguanco*	D	D	D	C
		Culex	*riojanus*	D	D	D	C
			scheuberi	D	D	D	C
		Melanoconion	*aliciae*	D	D	D	C
			bejaranoi	D	D	D	C
			dureti	D	D	C	C
			lopesi	D	D	C	C
			lucifugus	C	C	D	C
			martinezi	C	C	D	C
			misionensis	D	D	C	C
			orfilai	D	D	D	C
			pavlovskyi	D	D	D	C
			serratimarge	C	C	D	C
		Phenacomyia	*airoza*	D	D	C	C
Mansoniini	*Coquillettidia*	*Rhynchotaenia*	*albicosta*	D	D	C	C
			albifera	D	D	C	C
			faciolata	D	D	C	D
			hermanoi	D	D	C	D
			neivai	D	D	D	C
			shannoni	D	D	C	C
	Mansonia	*Mansonia*	*humeralis*	D	D	C	C
			indubitans	D	D	C	C
Orthopodomyiini	*Orthopodomyia*		*peytoni*	D	D	D	C
Sabethini	*Sabethes*	*Sabethes*	*belisarioi*	D	D	C	C
	Trichoprosopon		*castroi*	D	D	C	C
			obscurum	D	D	C	C
	Wyeomyia		*serratoria*	D	D	C	D
		Nunezia	*lateralis*	D	D	C	D
		Phoniomyia	*flabellata*	D	D	C	C
			tripartita	D	D	C	C
Toxorhynchitini	*Toxorhynchites*	*Lynchiella*	*cavalierii*	C	C	C	D
Uranotaeniini	*Uranotaenia*	*Uranotaenia*	*davis*	D	D	C	C
			lanei	D	D	C	D

1. Augier LM, Dantur-Juri MJ, Molina GA. 2003. Redescripción de la larva y la pupa de *Toxorhynchites* (*Lynchiella*) *guadeloupensis* (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 62: 99-106.
2. Bangher DN, Laurito M, Stein M. 2014. Descripción de los estados inmaduros de *Culex* (*Microculex*) *imitator* (Diptera: Culicidae). IX Jornadas Regionales sobre Mosquitos. 5 y 6 de septiembre. Resistencia. Chaco. Argentina. pp. 74.
3. Belkin JN. 1962. The Mosquitoes of the south Pacific (Diptera, Culicidae).Vol. I y II. California University Press, Berkeley y Los Ángeles, 608 y 412 pp.
4. Campos RE, Zavortink TJ. 2010. Description of the larva and pupa and redescription of the adults of *Isostomyia paranensis* (Brèthes) (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2689: 27-36.
5. Carpintero DJ, Leguizamón MN. 2000. Una nueva especie de mosquito en la Provincia de Buenos Aires, *Aedes (O.) jorgi*. Rev Mariposas del Mundo, Buenos Aires, 20 pp.
6. Carpintero DJ, Leguizamon MN. 2004a. Description of a new *Culex* (*Culex*) species (Diptera: Culicidae) from La Pampa province, Argentina, and a preliminary list of the mosquitoes of the province. Studia Dipterologica. 11: 501-503.
7. Carpintero DJ, Leguizamón MN. 2004b.Description of a new species of *Orthopodomyia* (Diptera: Culicidae) from the Neotropical region. Studia Dipterologica. 11: 203-205.
8. Casal OH, García M. 1968.*Culex* (*Allimanta*) nuevo subgénero para *Culex* (*Culex*) *tramazayguesi* Duret 1954 (Diptera, Culicidae). Physis. 27: 329-335.
9. Dantur-Juri MJ, Liria J, Navarro JC, Rodriguez R, Fritz GN. 2011. Morphometric variability of *Anopheles pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) from different ecoregions of Argentina and Bolivia. Fl Entomol. 94: 428-438.
10. Darsie RF Jr. 1985. The mosquitoes of Argentina: Part I. Keys for identification of adult females and fourth stage larvae in English and Spanish (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 17: 153-253.
11. Dobzhansky T. 1937. Genetics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 364 pp.
12. Forattini OP. 2002. Culicidologia Médica. Editora da Universidad de São Paulo, São Paulo, 860 pp.
13. Forattini OP, Leon PM, Rabello EX. 1965. Notas sobre Culicidae (Diptera). 9 - A respeito de algumas espécies de *Sabethes*. Studia Ent. 8: 449-467.
14. Forattini OP, Mureb-Sallum MA. 1985. A new species of *Culex* (*Melanoconion*) from southern Brazil (Diptera: Culicidae). Rev Saúde Pública. 19: 171-182.
15. Forattini OP, Mureb-Sallum MA. 1987. Studies on some species of *Culex* (*Melanoconion*),with the description of a new one from southern Brazil (Diptera: Culicidae). Rev Saúde Pública. 21: 123-156.
16. Forattini OP, Mureb-Sallum MA. 1990. Redescription of *Culex* (*Melanoconion*) *lopesi* Sirivanakarn and Jakob 1979, with the description of immature stages (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 22: 57-66.
17. Forattini OP, Mureb-Sallum MA. 1993a. Taxonomic study of some species of the Educator group of *Culex* (*Melanoconion*) (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 25: 89-109.
18. Forattini OP, Mureb-Sallum MA. 1993b. Redescription of *Culex* (*Melanoconion*) *inadmirabilis* Dyar and synonymy of *Culex* (*Melanoconion*) *mistura* Komp and Rozeboom (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 25: 77-88.
19. Grech M, Visintin AM, Laurito M, Estallo E, Lorenzo P, Roccia I, Korin M, Goya F, Ludueña-Almeida FF, Almirón WR. 2012. New records of mosquito species (Diptera: Culicidae) from Neuquén and La Rioja provinces, Argentina. Rev Saúde Pública.46: 387-389.
20. Harbach RE. 2004. The classification of genus *Anopheles* (Diptera: Culicidae): a working hypothesis of phylogenetic relationships. Bull Entomol Res. 94: 537-553.
21. Harbach RE. 2016. Mosquito Taxonomic Inventory,http://mosquito-taxonomic-inventory.info/, ultimo acceso Julio 2016.
22. Harbach RE, Knight KL. 1980. Taxonomists´ Glossary of Mosquito Anatomy. New Jersey: Plexus Publishing, Marlton Press.
23. Harbach RE, Knight KL. 1982. Corrections and additions to Taxonomists´ glossary of mosquito anatomy. Mosq Syst. 13: 201-217.
24. Harbach RE, Peyton EL. 1990. Transfer of the subgenus *Davismyia* from *Wyeomyiato Sabethes* and description of the type species, *Miamyia petrocchiae* (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 22: 149-159.
25. Harbach RE, Peyton EL. 1992. A new subgenus of *Culex* in the neotropical region (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 24: 242-252.
26. Harbach RE, Peyton EL. 2000. Systematics of *Onirion*, a new genus of Sabethini (Diptera: Culicidae) from the Neotropical Region. Bull Nat Hist Mus London. Entomology. 69: 115-169.
27. Harbach RE, KitchingIJ, Culverwell LC, Dubois J, Linton YM. 2012. Phylogeny of mosquitoes of tribe Culicini (Diptera: Culicidae) based on morphological diversity. Zool Scripta. 41: 499-514.
28. Hennig W, Dwight-Davis D, Zangerl R. 1968. Phylogenetic Systematics. Evolution. 22: 646-648.
29. International Comission of Zoological Nomenclature. 1999. 4th ed. London, International Trusts for Zoological Nomenclature, 29. 306 pp.
30. Judd DD. 1996. Review of the systematics and phylogenetics relationships of the Sabethini (Diptera: Culicidae). Syst Entomol. 21: 129-150.
31. Judd DD. 1998. Review of a bromeliad-ovipositing lineage in *Wyeomyia* and the resurrection of *Hystatomyia* (Diptera: Culicidae). Annals Entomol Soc Am. 91: 571-589.
32. Laurito M, Visintin AM, Almirón WR. 2008. *Culex* (*Culex*) *saltanensis* Dyar (Diptera: Culicidae) morphological redescription of inmature and adult stages. J Am Mosq Control Assoc. 24: 203-210.
33. Laurito M, Almirón WR, Rossi GC. 2009. Morphological redescription of the immature and adult stages of *Culex* (*Culex*) *acharistus* Root (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2263: 21-30.
34. Laurito M, Almirón WR, Rossi GC. 2011a. Description of the immature stages of *Culex* (*Culex*) *ameliae* Casal and *Culex (Culex) articularis* Philippi (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2778: 58-68.
35. Laurito M, Almirón WR, Rossi GC. 2011b. Description of the immature stages and redescription of the adults of *Culex* (*Culex*) *lahillei* Bachmann and Casal (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2915: 29-38.
36. Lestani EA, Rossi GC. 2012. Description of the female, pupa, and larva of *Culex* (*Melanoconion*) *bahiensis* Duret, and redescription of the male (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 3323: 57-63.
37. Linneo CV. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. 10° Edition. Impensis Direct. Laurentii Salvii, Holmiae.
38. Lynch Arribálzaga F. 1878. Descripción de tres nuevos Culicidae de Buenos Aires. El naturalista argentino. 1: 149-152.
39. Motta MA, Lourenco-de-Oliveira R. 1995. *Wyeomyia luteoventralis* Theobald, the type species of the subgenus *Dendromyia* Theobald (Diptera:Culicidae). Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 375-385.
40. Mureb-Sallum MA, Almirón WR, Forattini OP. 1996. *Culex* (*Culex*) *intefor* Dyar (Diptera: Culicidae), morphological description including previously unknown life stages. Mem Inst Oswaldo Cruz. 91: 563-570.
41. Reidenbach KR, Cook S, Bertone MA, Harbach RE, Wiegmann BM, Besansky NJ. 2009. Phylogenetic analysis and temporal diversification of mosquitoes (Diptera: Culicidae) based on nuclear genes and morphology. BMC Evol Biol. 9: 298-942.
42. Reinert JF. 2009. List of abbreviations for currently valid generic-level taxa in family Culicidae (Diptera). Europ Mosq Bull. 27: 68-76.
43. Rossi GC. 1997. Culicidae (Diptera) nuevos para la Argentina y el Paraguay. Neotropica. 43: 46.
44. Rossi GC. 2006. Redescription of *Culex (Culex) brethesi* Dyar, 1919 (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 1312: 25-35.
45. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1-15.
46. Rossi GC, Harbach RE. 2008. *Phytotelmatomyia*, a new Neoropical subgenus of *Culex* (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 1879: 1-17.
47. Rossi GC, Lestani EA. 2014. New records of Mosquitoes from Misiones province, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 73: 49-53.
48. Rossi GC, Krsticevic F, Pascual NT. 2002. Mosquitos (Diptera: Culicidae) en el área de influencia de la represa de Yacyretá, Argentina. Neotropica. 48: 23-35.
49. Rossi GC, Lestani EA, D'Oria JM. 2006. Nuevos registros y distribución de mosquitos de la Argentina (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 65: 51-56.
50. Rossi GC, Laurito M, Almirón WR. 2008. Morphological description of the pupa and redescription of the adults and larva of *Culex* (*Culex*) *apicinus* Philippi Diptera: Culicidae). Zootaxa. 1941: 31-42.
51. Simpson GG. 1961. Principles of animal taxonomy, Columbia University Press, Nueva York, 247 pp.
52. Sneath PHA, Sokal RR. 1973. Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification, Freeman, San Francisco, 573 pp.
53. Stein M, Laurito M, Rossi GC, Almirón WR. 2009. Morphological description of the pupa and fourth-stage larva and redescription of the adults of *Psorophora* (*Psorophora*) *pallescens* Edwards (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2306: 51-58.
54. Stein M, Rossi GC, Almirón WR. 2013. Morphological description of male pupa and larva of *Psorophora* (*Grabhamia*) *paulli* and redescription of female (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 3686: 389-395.
55. Templeton A. 1989. The meaning of species and speciation: a genetic perspective. En: Otte D and Endler JA, eds. Speciation and its consequences. Sunderland: Sianuer. pp. 14855-14861.

Taxonomía molecular de mosquitos

Leonardo M. **Díaz-Nieto**[1]
Clara I. **Berrón**[2]
Arnaldo **Maciá**[3]
Corina M. **Berón**[1]

[1]Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Biotecnología (INBIOTEC) - CONICET y Fundación para Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA). Mar del Plata, Buenos Aires.
[2]Laboratorio de Virología, Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral y CONICET. Santa Fe , Santa Fe.
[3]División Entomología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata y Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC). La Plata, Buenos Aires.

leomdn@gmail.com
clara.berron@gmail.com
arnaldo_macia@fcnym.unlp.edu.ar
cberon@fiba.org.ar

La correcta identificación de las especies es fundamental en los estudios de biología y otras ciencias relacionadas. En la actualidad, la taxonomía de culícidos basada en las características anatómicas y morfológicas externas, es la más aceptada y utilizada al momento de determinar la especie a la que pertenece un mosquito. Sin embargo, la identificación taxonómica sustentada en la observación de los caracteres morfológicos, suele ser dificultosa y limitada al bajo número de expertos que se dedican a esta área del conocimiento. Como alternativa y/o complemento a la identificación morfológica, desde hace algunos años se utilizan metodologías químicas y moleculares. Entre ellas, los sistemas de identificación basados en análisis de secuencias nucleotídicas del ácido desoxirribonucleico (DNA) son los más conocidos y extensamente aplicados. En particular, para especies de mosquitos fueron propuestos numerosos genes como unidad de análisis para la discriminación de entidades taxonómicas, y actualmente se está estudiando y discutiendo la utilidad de los mismos. A partir de estos genes se han generado numerosos cebadores capaces de amplificar, por medio de la reacción en cadena de la polimerasa, secuencias totales o parciales, que son posteriormente secuenciadas y analizadas. Entre ellos, se destacan cebadores capaces de amplificar fragmentos del gen de la subunidad ribosomal pequeña eucariota 18S, secuencias correspondientes a los espacios transcriptos internos, a la región 5´ del gen mitocondrial citocromo *c* oxidasa subunidad I y microsatélites. Hasta la fecha, los estudios de taxonomía molecular con especies de mosquitos de Argentina son muy escasos, solo algunos trabajos recientes analizan y discuten resultados obtenidos a partir de secuencias parciales de algunos de los genes anteriormente mencionados. En este capítulo se lleva a cabo una revisión de los diferentes genes que fueron utilizados para la identificación molecular de distintas especies de mosquitos y, en particular, de los que fueron utilizados para la identificación de especies presentes en Argentina. Finalmente, se discute la utilidad de estas técnicas y se describen las ventajas y desventajas de las mismas respecto de la taxonomía basada en caracteres morfológicos.

Herramientas moleculares para la identificación de mosquitos

Identificar correctamente una especie es primordial en las ciencias biológicas y, en particular, la taxonomía de culícidos merece una especial atención debido a la capacidad que poseen estos insectos de vehiculizar diversos patógenos, que causan enfermedades en humanos y otros vertebrados (Harbach, 2007; Becker *et al.*, 2010). Los métodos de identificación de especies basados en la observación de caracteres morfológicos son los más antiguos y más usados en la actualidad. Estos métodos se basan tradicionalmente en claves dicotómicas, que son construidas a partir de las características morfológicas, observadas en una etapa específica del ciclo de vida de los mosquitos (Munstermann y Conn, 1997). La identificación morfológica de estos insectos a menudo se ve obstaculizada por la varia-

ción intraespecífica, la complejidad de algunos de los caracteres y la necesidad de que las muestras se encuentren en excelente estado de conservación (Zavortink, 1974; Cywinska *et al*., 2006). Por otro lado, existen complejos de especies que incluyen taxones con diferencias profundas en cuanto a su capacidad vectorial. Algunos de ellos, por lo tanto, pueden vectorizar una enfermedad, mientras que otros miembros del complejo, morfológicamente indistinguibles, no son vectores eficientes. Tal es el caso de los complejos *Anopheles* (*Cellia*) *funestus* Giles (Koekemoer *et al*., 2002) y *Anopheles* (*Cellia*) *gambiae* Giles (Coetzee *et al*., 2013). Las especies que integran dichos complejos solo pueden diferenciarse a través de su bionomía o con la asistencia de técnicas moleculares, y su distinción es de capital importancia para la epidemiología.

Años atrás, los métodos moleculares comenzaron a desempeñar un papel importante en la sistemática tradicional de mosquitos (Munstermann, 1995). Las etapas iniciales de este movimiento se resumieron en una conferencia realizada en Liverpool, Gran Bretaña, que generó como resultado un volumen llamado *Biosystematics of Haematophagous Insects* (Schofield, 1988). En esta publicación se describen diversas técnicas moleculares que permiten determinar especies crípticas a través de sondas de DNA, claves dicotómicas bioquímicas para especies de difícil identificación, así como aplicaciones y limitaciones de los análisis de hidrocarburos cuticulares, para la diferenciación taxonómica de especies. En los años siguientes, los métodos y el número de especies analizadas aumentaron geométricamente (Munstermann y Conn, 1997).

Entre los métodos moleculares actuales utilizados para la identificación de mosquitos podemos mencionar la hibridación genómica, la amplificación aleatoria de DNA polimórfico (*Random Amplification of Polymorphic* DNA, RAPD), el polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (*Restriction Fragment Length Polymorphism*, RFLP), las isoenzimas y la secuenciación de fragmentos específicos de DNA. De todos estos, los sistemas de identificación basados en análisis de secuencias nucleotídicas de DNA son los más conocidos y extensamente aplicados. Estas metodologías surgieron en la década de 1980 con la aparición de la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (*Polymerase Chain Reaction*, PCR) (Mullis *et al.,* 1986). En la actualidad las bases de datos públicas (como el *Genbank* del *National Center for Biotechnology Information* (NCBI), www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank, entre otras) incorporan secuencias en forma permanente.

La principal ventaja que poseen estos métodos con respecto a la identificación morfológica radica en que no es necesario contar con un ejemplar con sus caracteres morfológicos perfectamente conservados, ni tampoco con la totalidad del individuo, ya que una parte del ejemplar basta como muestra para poder llevar a cabo su identificación molecular. Sí es requerimiento indispensable que su DNA genómico se encuentre bien conservado. El incremento del diseño y aplicación de distintos marcadores moleculares ha facilitado la identificación precisa de las especies de mosquitos, particularmente dentro del grupo de especies crípticas. Por ejemplo, *Anopheles lesteri* Baisas y Hu y *Anopheles sinensis* Wiedemann, pueden identificarse rápidamente y de manera certera usando secuencias intergénicas ITS2 sin necesidad de utilizar sus caracteres morfológicos (Phuc *et al.*, 2003; Gao *et al.*, 2004).

En el presente capítulo se describirán los marcadores moleculares basados en las secuencias de DNA más usadas para la identificación molecular de mosquitos, entre los que se encuentran el gen mitocondrial COI, los genes ribosomales 18S RNAr y 28S RNAr, las regiones intergénicas transcritas ITS (ITS1, 5.8S RNAr y ITS2), el *locus* acetylcholinesterasa-2 (ace-2), microsatélites, la amplificación aleatoria de DNA polimórfico y los espaciadores intergénicos (IGS). Sobre el final se puntualizarán los estudios realizados con especies de distribución en Argentina.

Gen mitocondrial citocromo oxidasa c subunidad I (COI)

Hebert *et al.* (2003) propusieron un sistema de identificación de las especies animales basado en la utilización de un segmento estandarizado de 648 pares de bases (pb) del gen mitocondrial COI. Entre otras ventajas, se halló experimentalmente que la variación de las secuencias a nivel interespecífico era mayor que a nivel intraespecífico, por lo cual podrían utilizarse para distinguir especies. A partir de ese año se publicaron numerosos estudios que probaron la utilidad de dicho fragmento, que fue llamado código de barra genético (CBG), para identificar a las especies animales de diferentes grupos taxonómicos, como peces y aves (Ward *et al.*, 2005; Kerr *et al.*, 2007; Kerr *et al.*, 2009). El primer trabajo realizado para comprobar la utilidad de los CBG para diferenciar especies pertenecientes a la familia Culicidae, fue realizado a partir de secuencias procedentes de mosquitos del este de Canadá (Cywinska *et al.*, 2006). En el mismo se encontró que los CBG fueron efectivos para diferenciar las especies de mosquitos previamente reconocidas por la taxonomía tradicional, dado que la divergencia entre especies congenéricas fue casi 20 veces mayor a la diver-

gencia encontrada entre individuos de la misma especie. Asimismo, se sugirió que al aumentar el número de taxones y ampliar la cobertura geográfica, las conclusiones del trabajo no se alterarían debido a que el sistema había sido probado exitosamente con secuencias COI obtenidas de las bases de datos públicas de especies de mosquitos procedentes de otras regiones del mundo. Los bancos de secuencias génicas, tales como *GenBank*, son colecciones de secuencias nucleotídicas que son depositadas por los usuarios y que están disponibles en forma gratuita en internet.

Al año siguiente se publicó un nuevo trabajo donde se evaluó la efectividad de los CBG para identificar especies de culícidos en India; de un total de 63 especies, solo dos pertenecientes al subgénero *Ochlerotatus* no pudieron diferenciarse (Kumar *et al.*, 2007). Wang *et al.* (2012) determinaron que utilizando los CBG se lograban distinguir 122 especies de mosquitos de China, ya que todas ellas presentaron un grupo de secuencias COI que lograba diferenciarlas. La divergencia en las secuencias fue 30 veces mayor entre especies congenéricas que entre individuos de la misma especie. Chan *et al.* (2012) observaron que, de un total de 45 especies de mosquitos de Singapur, el cien por ciento fue identificada con éxito por los CBG, por lo cual concluyeron que era una herramienta útil para complementar la identificación de los culícidos basada en sus caracteres morfológicos. Además de los trabajos mencionados, cuya finalidad general fue probar la utilidad de los CBG para diferenciar especies que comparten su distribución, se realizaron trabajos más específicos para probar si los CBG funcionaban para diferenciar especies muy similares morfológicamente o isomórficas. En Sudamérica tropical, los CBG lograron diferenciar *Anopheles dunhami* Causey (Ruiz *et al.*, 2010*), Anopheles calderoni* Wilkerson (González *et al.*, 2010), *Anopheles pholidotus* Zavortink (Harrison *et al.*, 2012) y especies del grupo Albitarsis (Ruiz-Lopez *et al.*, 2012). Demari-Silva *et al.* (2011) utilizaron un fragmento de 475 pb del gen COI, que incluyó parte de una región del CBG, para diferenciar 17 especies del género *Culex* de Brasil. Este género incluye especies muy similares entre sí, a veces solo distinguibles con precisión mediante el análisis de estados inmaduros y de la genitalia de los machos adultos. En general, las secuencias fueron útiles para diferenciar las especies, excepto en algunos casos: *Culex usquatus* y *Culex coronator* presentaron un solapamiento de secuencias de acuerdo a la topología de los árboles filogenéticos obtenidos al analizar los datos con el programa bioinformático Mr. Bayes (Huelsenbeck y Ronquist, 2000), mientras que dos pares de especies presentaron muy bajas divergencias interespecíficas: *Culex bidens – Culex declarator* y *Culex aliciae - Culex dyius Root*. En Singapur, los CBG fueron útiles para diferenciar *Aedes* (*Aedimorphus*) *vexans* (Meigen) y *Ochlerotatus* (*Empihals*) *vigilax* (Skuse), *Culex vishnui* Theobald y *Culex pseudovishnui* Colless, *Lutzia fuscaza* (Wiedemann) y *Lutzia* (*Metalutzia*) *halifaxii* (Theobald) y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* y *Aedes* (*Stegomyia*) *malayensi*s (Colless) (Chan *et al.*, 2014). En otros trabajos los CBG han sido útiles para encontrar diversidad oculta en algunas especies de mosquitos. Por ejemplo, Demari-Silva *et al.* (2011) hallaron una alta divergencia intraespecífica en *Culex dolosus*, *Culex mollis* y *Culex imitator* que, al asociarse con diferencias morfológicas observadas en larvas, pupas y machos adultos, sugirieron que estas especies verdaderamente conformarían complejos de especies. Linton *et al.* (2013) desarrollaron un estudio en la Amazonia oriental ecuatoriana, con el objetivo de conocer la diversidad de mosquitos. La obtención de los CBG de los especímenes capturados descubrió y confirmó nuevas especies, debido al aumento de las bases de datos de los CBG, por lo cual los autores recomendaron un enfoque sistemático integrado en futuros estudios sobre biodiversidad. Chan *et al*. (2014) reconocieron distintos morfotipos de la especie *An. sinensis* al asociar la alta divergencia intraespecífica con diferencias encontradas en la venación de las alas de esta especie de mosquito. Gunay *et al*. (2015) también encontraron diversidad oculta en mosquitos del género *Culex* de Turquía utilizando los CBG. Este estudio reveló que *Culex* (*Neoculex*) *territans* Walker comprende en realidad a dos especies, ninguna de las cuales es *Cx. territans s. s.* (es decir la especie que se identifica a través de la morfología), sino que se trata de *Culex* (*Neoculex*) *impudicus* Ficalbi y otra especie desconocida. Asimismo, el análisis detallado del grupo Pipiens[1] reveló la existencia de *Culex pipiens*, *Culex pipiens* f. *molestus* y *Culex quinquefasciatus* en los ejemplares analizados por estos autores. De esta forma, los CBG contribuyeron a ampliar la lista de mosquitos *Culex* de Turquía a 15 especies reconocidas además de *Cx. pipiens* f. *molestus*.

Adicionalmente, las secuencias COI se han utilizado para analizar la genética de poblaciones de especies vectores. Jaramillo *et al*. (2011) encontraron una baja diferenciación genética entre las pobla-

[1] El estatus taxonómico de *Culex pipiens* es tratado en forma diferente en la bibliografía que se cita. El objetivo de este capítulo no es discutir las controversias relacionadas con ese problema, para lo cual recomendamos consultar el trabajo de Harbach (2012).

ciones del vector de plasmodios *Anopheles nuneztovari s. l.* ubicadas en distintas localidades de los departamentos de Antioquia y Córdoba en Colombia, sugiriendo que existe flujo génico entre estas poblaciones. Rajavel *et al*. (2015) utilizaron los CBG, conjuntamente con el análisis de caracteres morfológicos y morfométricos de larvas, pupas y adultos, para determinar si *Culex tritaeniorhynchus* Giles, un importante vector del virus de la Encefalitis Japonesa en India, pertenecía a un único taxón. Según el análisis de las secuencias COI, las poblaciones de *Cx. tritaeniorhynchus* de India pertenecen todas a la misma especie, ya que se agruparon en un único clado taxonómico. Esto concuerda con los resultados morfológicos, que también denotaron que todas las poblaciones analizadas pertenecen a un único taxón. Por último, los CBG se han utilizado en algunos casos para establecer relaciones filogenéticas. Demari-Silva *et al*. (2011) hallaron que el subgénero *Culex* es parafilético en relación al subgénero *Phenacomyia*, ya que ambos se agruparon en un mismo clado. Lo mismo sucedió con el género *Lutzia* en relación al género *Culex*. Ambos resultados se contraponen con trabajos previos realizados en base a caracteres morfológicos, por lo cual los autores concluyeron que deberían realizarse nuevos estudios para definir la posición de *Phenacomyia* y *Lutzia* en la filogenia, incluyendo un mayor número de muestras e información de genes nucleares.

Genes ribosomales

En eucariotas el ácido ribonucleico ribosómico (RNAr) es una familia multigénica organizada en unidades repetidas o en tándem dentro de una región organizadora nuclear. Cada unidad repetida contiene los genes 18S, 5.8S y 28S RNAr que son regiones conservadas y poco variables, intercaladas por regiones más variables de espaciadores no codificantes, los espaciadores internos ITS-1 e ITS-2 (Hillis y Dixon, 1991; Polanco *et al.*, 1998).

El RNAr ha sido bien estudiado por más de seis décadas (Noller, 2005), con intereses que van desde la industria farmacéutica e investigaciones bioquímicas a los estudios biológicos comparativos. Estos estudios han logrado una gran cantidad de información a nivel estructural y funcional y sobre las características evolutivas de estas moléculas. En la actualidad se puede encontrar un gran número de secuencias de genes RNAr en las bases públicas de datos genéticos. En particular, los estudios filogenéticos se han propagado rápidamente, debido a la universalidad de la presencia de este gen en los organismos y a su alto número de copias por célula, lo que facilita su amplificación y secuenciación (Gillespie *et al.*, 2006). Las características de esta familia de genes los hacen altamente favorables para estudios de sistemática. Ciertas regiones del RNAr evolucionan rápidamente, mientras que otras regiones se mantienen altamente conservadas, permaneciendo sin cambios incluso en organismos muy alejados evolutivamente (Beckingham, 1982).

18S RNAr

El gen 18S RNAr es un componente de la subunidad pequeña del ribosoma eucariótico 40S. Las secuencias obtenidas a partir de este gen han sido usadas exitosamente para examinar relaciones evolutivas entre especies, géneros y altos niveles taxonómicos de diferentes insectos (Maddison *et al.*, 1999; Aransay *et al.*, 2000; Beebe *et al.*, 2000a; b). En general, los análisis completos del gen 18S RNAr son congruentes y apoyan las relaciones filogenéticas obtenidas a partir de estudios basados en caracteres morfológicos (por ejemplo: Wiegmann, 1994; Sorensen *et al.*, 1995; Whiting *et al.*, 1997). En particular para mosquitos, los análisis de las secuencias de este gen fueron eficientes para diferenciar elevadas jerarquías taxonómicas, pero en algunos casos tuvieron limitaciones para evaluar las relaciones filogenéticas entre ellas.

Miller *et al*. (1997) analizaron divergencias en las secuencias ribosomales 18S y 5.8S del infraorden Culicomorpha. Los análisis filogenéticos generados a partir de estas secuencias ubicaron a los culícidos en un grupo monofilético, en concordancia con la clasificación basada en la morfología de larvas y adultos. A partir de estos análisis los autores también pudieron observar la cercanía que poseen los culícidos con las familias Chaoboridae y Corethrellidae y que la subfamilia Anophelinae forma un grupo basal con respecto a las subfamilias Toxorhynchitinae y Culicinae. Shepard *et al*. (2006) tuvieron ciertas limitaciones al estudiar las relaciones filogenéticas dentro de la familia Culicidae del noroeste de Estados Unidos en base a secuencias del gen 18S RNAr, obtenidas de 39 especies de mosquitos. Estos autores observaron que, en general, las filogenias obtenidas por alineamientos de las secuencias de este gen, fueron consistentes con la clasificación tradicional basada en caracteres morfológicos, excepto para los géneros *Psorophora* y *Uranotaenia*. Los resultados confirman la posición del género *Anopheles* como taxón hermano de los restantes Culicidae; *Toxorhynchites* estuvo representado como un grupo monofilético hermano distinto de Culicinae; *Psorophora* formó un clado basal con *Culiseta*, *Coquillettidia* y *Culex*, pero también se mostró como un taxón hermano de *Aedes* y *Ochlerotatus*; *Coquille-*

ttidia perturbans se ubicó como un grupo hermano de *Culiseta*. La ubicación de *Uranotaenia* en la filogenia no fue concluyente y pareció ser un grupo hermano de *Aedes* y *Ochlerotatus* o un taxón basal para todos los demás culicinos. Finalmente *Aedes* y *Ochlerotatus* formaron dos clados separados y distintos. De este modo se apoyó la propuesta de Reinert (2000) de elevar al subgénero *Ochlerotatus* a género.

El RNAr es capaz de sufrir una serie de plegamientos dando como resultado la formación de una estructura secundaria que, conjuntamente con otras moléculas, forma parte de los ribosomas. Estas estructuras son fundamentales para la funcionalidad celular, por lo que son muy conservadas a lo largo de la evolución y, en general, son más conservadas que las secuencias de nucleótidos, por lo que incluir esta información en algunos casos puede mejorar la estimación de relaciones filogenéticas. Beebe *et al*. (2000a) realizaron estudios filogenéticos usando alineamientos de secuencias de DNA basados en la estructura secundaria y similitud de las secuencias de las subunidades ribosomales pequeñas nucleares 18S y mitocondriales 12S, con la finalidad de resolver los problemas taxonómicos subsistentes en el grupo de *Anopheles punctulatus* Dönitz. Sus resultados demostraron que las subunidades ribosomales pequeñas 12S fueron altamente restringidas por sus estructuras secundarias y poseían pocas variaciones. En consecuencia, no serían útiles para estudios de especies filogenéticamente cercanas a *An. punctulatus*. El alineamiento estructural de las subunidades ribosomales pequeñas nucleares fue más informativo que sus alineamientos basados en la identidad. Los análisis demostraron que el grupo *Anopheles punctulatus* es monofilético con respecto a los dos clados mayores, *farauti* y *punctulatus*. *Anopheles koliensis* Owen fue posicionado como un grupo basal del clado *farauti*. En este caso la diferenciación fue más eficiente cuando se analizó estructuralmente las secuencias 18S en comparación con el análisis de similitud de las secuencias correspondientes a este gen.

El tamaño de las secuencias analizadas resulta importante para obtener mejores resultados, Bargues *et al*. (2006) en sus análisis de secuencias completas correspondientes al gen 18S RNAr de *Anopheles atroparvus* van Thiel y *Anopheles plumbeus* Stephens de España, determinaron que las secuencias cortas eran más ricas en los nucleótidos A y T que las secuencias largas, que fueron más ricas en nucleótidos G y C. Además las secuencias largas poseían varias regiones conservadas, que permitieron el alineamiento de secuencias de anofelinos pertenecientes a especies evolutivamente distantes. Sobre la base de estos resultados los autores propusieron trabajar siempre con secuencias completas para análisis filogenéticos de especies de anofelinos en base a secuencias del gen 18S RNAr.

28S RNAr

El gen 28S RNAr codifica al RNA estructural de la subunidad mayor de los ribosomas citoplasmáticos eucariotas 60S, y por lo tanto, es uno de los componentes básicos de todas las células eucariotas (Chan *et al.*, 1983). Si bien las secuencias nucleotídicas correspondientes a los genes 28S RNAr que están disponibles en las bases públicas de datos son en general de menor tamaño (menores de 500 pb) con respecto a las secuencias obtenidas a partir del gen 18S RNAr (Caterino *et al*., 2000), se han documentado algunos trabajos donde el análisis de secuencias 28S DNAr, fueron eficientes para diferenciar especies de *Anopheles* que comprenden grupos de especies. Sharpe *et al*. (1999) reportaron dos métodos basados en la amplificación de una región variable del gen 28S RNAr, para diferenciar cuatro especies de *Anopheles* que comprenden el grupo de *Anopheles minimus* Theobald y que son morfológicamente similares (*An. aconitus* Dönitz*, An. varuna* Iyengar y *An. minimus* especies A y C). Una de las técnicas utilizadas por los autores denominada PCR alelo-específica (*Allele-Specific Amplification* o ASA), técnica ampliamente utilizada para diagnosis de especies, solo permitió diferenciar *An. minimus* A de *An. minimus* C. La segunda técnica denominada polimorfismo de conformación de cadena simple (*Single-Strand Conformation Polymorphisms* o SSCPs) les permitió diferenciar las cuatro especies. Sobre la base de estos resultados los autores concluyeron que la técnica SSCP, basada en la amplificación de secuencias 28S DNAr, tiene un gran potencial para suministrar información genética de poblaciones de mosquitos. Resultados similares fueron obtenidos cuando se intentó distinguir dos especies que comprenden el complejo de *Anopheles maculatus* Theobald (*An. dispar* Rattanarithikul y Harbach y *An. greeni* Rattanarithikul y Harbach) que pueden ser diferenciadas por análisis morfológico y de sus cromosomas. Los análisis basados en la similitud de secuencias correspondientes al gen 28S RNAr permitieron encontrar evidencias de variación interespecífica, lo que permitió diferenciar a las dos especies analizadas. La poca variabilidad intraespecífica detectada en el análisis de estos autores, incrementa el valor de este marcador molecular para fines de diagnóstico de estas especies (Torres *et al.*, 2000).

Finalmente, otro ejemplo de la eficiencia del gen 28S RNAr para diferenciar especies de mosqui-

tos puede hallarse en el trabajo de Singh *et al*. (2004). Estos autores analizaron diferencias en secuencias del dominio D3 de este gen, con la finalidad de poder distinguir tres especies crípticas comprendidas en el complejo de *Anopheles fluviatilis* James, que hasta el momento solo podía lograrse mediante estudios citotaxonómicos. Los resultados obtenidos por estos investigadores fueron cotejados con individuos de diferentes poblaciones simpátricas e identificados a través del examen de sus cromosomas politénicos. El análisis de las secuencias correspondientes al dominio D3 permitió diferenciar inequívocamente todos los miembros del complejo.

Región ITS (ITS1, 5.8S RNAr e ITS2)

Los espaciadores transcritos internos (*Internal Transcribed Spacer* o ITS) son fragmentos de DNA que se encuentran situados entre las secuencias que codifican a las subunidades ribosomales pequeña y grande en los cromosomas. En eucariotas existen dos sitios ITS, uno de ellos, el ITS1, está localizado entre los genes ribosomales 18S y 5.8S RNAr, el otro, el ITS2, se encuentra entre el gen ribosomal 5.8S y el 28S RNAr (Lafontaine y Tollervey, 2001). Al conjunto ITS1, 5.8S RNAr y ITS2 se lo denomina región ITS. Actualmente está en discusión cuál de estas regiones sería más útil para la identificación molecular de especies. Recientemente Wang *et al*. (2015) abordaron esta temática considerando tres aspectos principales: primero, la eficiencia de amplificación de cada fragmento por la técnica de PCR; segundo, la discriminación de especies y la secuenciación de DNA en términos de la presencia de espacios (*gaps*) en el código del DNA, la eficacia de discriminación de especies, la distribución del tamaño de las secuencias obtenidas y el contenido de GC; y tercero, la universalidad de los cebadores para estos genes. Luego de analizar un total de 85.345 secuencias que incluían algunas pertenecientes a insectos, determinaron que para identificar especies eucariotas la región ITS1 es más útil que la región ITS2.

Para identificar especies de mosquitos de los géneros *Anopheles*, *Culex* y *Aedes* se han utilizado secuencias de estas regiones. En particular, para el género *Aedes*, Wesson *et al*. (1992) analizaron secuencias y estructuras secundarias correspondientes a las regiones ITS1 e ITS2 de *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* e ITS2 de otras seis especies: *Stegomyia* (*Mukwaya*) *simpson* Theobald, *Ae. albopictus*, *Ae. vexans*, *Ochlerotatus* (*Protomacleaya*) *triseriatus* (Say), *Haemagogus mesodentatus* Komp y Kumm y *Psorophora ferox*. Sus resultados permitieron demostrar algunas diferencias intraespecíficas cuando analizaron secuencias correspondientes a la misma especie. Las siete especies estudiadas pudieron diferenciarse correctamente entre sí mediante estos análisis. Estudios similares se llevaron a cabo para diferenciar *An. dispar* Rattanarithikul y Harbach y *An. greeni* Rattanarithikul y Harbach, dos especies del complejo *An. maculatus* Theobald. Torres *et al*. (2000) analizaron los polimorfismos en la longitud de fragmentos de restricción (técnica conocida como *Restriction Fragment Length Polymorphism* o RFLP) generados por la enzima de restricción *Hae*II sobre el producto de amplificación del fragmento correspondiente a la región ITS2. Estos análisis permitieron diferenciar patrones de bandas específicos para cada una de las dos especies estudiadas. Al mismo tiempo, el análisis de las secuencias ITS2 obtenidas de las dos especies difirieron en un 4 % entre sí. Ambos resultados posibilitaron distinguir a las dos especies. La misma técnica fue utilizada en otros trabajos para diferenciar especies isomórficas del género *Anopheles* (Cockburn *et al*., 1993; Beebe y Saul, 1995; Cornel *et al*., 1996; Foley *et al*., 1996) y especies del género *Culex* (Crabtree *et al*., 1995).

Analizando secuencias correspondientes a la región ITS2, Linton *et al*. (2002) diferenciaron especies del complejo *Anopheles maculipennis* Meigen de Florina, Grecia. El análisis de las secuencias reveló la existencia de dos especies dentro de este complejo: *An. maculipennis* y *An. messeae* Falleroni. Wilkerson *et al*. (2004) estudiaron el complejo *Anopheles crucians* Wiedemann que está compuesto por tres especies (*An. crucians*, *An. bradleyi* King y *An. georgianus* King) de acuerdo a características morfológicas. Obtuvieron muestras de Alabama, Florida, Georgia, Carolina del Norte, Mississippi, y Louisiana. Posteriormente analizaron los individuos por medio de caracteres morfológicos y técnicas moleculares. El análisis de las secuencias obtenidas permitió determinar que este complejo, en las localidades mencionadas, está constituido por seis especies, mientras que por medio de la identificación morfológica solo se logra distinguir a *An. bradleyi*.

Respecto a estudios de secuencias ITS de mosquitos de distribución en la región Neotropical, podemos citar el trabajo llevado a cabo por Li y Wilkerson (2007). Estos autores analizaron secuencias ITS2 de cuatro especies pertenecientes al complejo *Anopheles albitarsis*. A pesar de la poca divergencia (1,17 %) encontrada entre las secuencias, los autores confirman que la variación intragenómica es adecuada para la diferenciación de las especies del complejo. Las variaciones detectadas provinieron de dos regiones microsatélites y el número de indeles y sustituciones de bases de las secuencias analizadas. Por otro lado, analizaron las secuencias obteni-

das a partir de machos y hembras de estas especies y determinaron que no hay diferencias entre sexos, lo que sugiere que existen arreglos similares en el DNA en los cromosomas X e Y. En América del Sur fueron reportados algunos trabajos donde fueron analizadas secuencias ITS de mosquitos, con la finalidad de confirmar algunos dilemas taxonómicos. Conn *et al.* (2013) lograron diferenciar por medio de secuencias ITS2 dos anofelinos, la especie B de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *benarrochi* Gabaldon, Cova-García y López y *Anopheles rangeli* de Perú. Recientemente, Gómez *et al*. (2015) estudiaron siete morfoespecies de *Anopheles* de la serie Arribalzagia de Colombia, analizando secuencias del ITS2 y secuencias COI. El análisis en conjunto de los resultados obtenidos de las dos secuencias (una alta variación intraespecífica de las secuencias COI y diferencias fijas en las secuencias ITS) permitió agrupar en diferentes clados a las morfoespecies *Anopheles punctimacula*, *Anopheles calderoni* Wilkerson, *Anopheles malefactor* Dyar y Knab, *Anopheles neomaculipalpus*, *Anopheles apicimacula*, *Anopheles mattogrossensis* Lutz y Neiva y *Anopheles peryassui* Dyar y Knab, confirmando que *An. apicimacula* es un complejo.

Locus de la Acetylcholinesterasa-2 (*ace*-2)

La presencia de dos genes nucleares que codifican la acetilcolinesterasa (*ace*) fue descubierta en *Cx. pipiens* y posteriormente confirmada en otras especies de mosquitos (Bourguet *et al.*, 1996; Malcolm *et al.*, 1998; Weill *et al.*, 2002). El gen *ace*-1 puede conferir resistencia a insecticidas organofosforados y por lo tanto está sujeto a la presión de selección. El gen *ace*-2 está ligado al sexo y no se conoce su función exacta, ni tampoco si la presión de selección actúa sobre este gen. Smith y Fonseca (2004) analizaron polimorfismos en el segundo intron del gen *ace*-2 para diferenciar especies del género *Culex*. La técnica utilizada por los autores fue una reacción de PCR por espécimen, la cual generó bandas únicas para cada especie que pueden ser observadas fácilmente en un gel de agarosa. Los resultados permitieron diferenciar especies cercanas de *Culex* (*Cx. pipiens*, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. pipiens pallens*, *Cx. australicus* Dobrotworsky y Drummond), otras dos especies que comúnmente son clasificadas como *Cx. pipiens* (*Cx. torrentium* Martini y *Cx. pervigilans* von Bergroth) e híbridos de *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus*. A pesar de la efectividad obtenida con este método por estos autores, el mismo no les permitió diferenciar las dos formas de *Cx. pipiens*: *pipiens* y *molestus*. Esta dos formas solo habían podido ser diferenciadas molecularmente mediante análisis de microsatélites (Smith *et al.*, 2005). Debido a que el protocolo para obtener microsatélites es laborioso y consume mucho tiempo, Bahnck y Fonseca (2006) publicaron un método para diferenciar las formas de *Cx. pipiens*, usando una conjunción del ensayo aplicado por Smith y Fonseca (2004) y la observación de la variación de las regiones flanqueantes de uno de los locus (CQ11) de los microsatélites de esta especie. Este ensayo rápido, económico y confiable, permitió diferenciar correctamente las formas *pipiens* y *molestus*. Sanogo *et al*. (2008) por medio de la técnica de PCR en tiempo real, usando cebadores y sondas fluorogénicas específicas para cada especie, diseñados en base a las secuencias del gen *ace*-2, pudieron identificar a *Culex pipiens pipiens*, *Cx. p. quinquefasciatus*, *Cx. restuans* Theobald, *Cx. salinarius* Coquillett, *Cx. nigripalpus* Theobald y *Cx. tarsalis* Coquillett.

Microsatélites

Los microsatélites son secuencias de DNA constituidas por repeticiones consecutivas de 1 a 6 nucleótidos (Hancock, 1999). Estos pequeños fragmentos se distribuyen en regiones codificantes y no codificantes, y se caracterizan por ser altamente polimórficos en cuanto a su longitud. Por este motivo son regiones adecuadas para ser usadas como marcadores moleculares a nivel poblacional (Zane *et al.*, 2002). A partir de poblaciones de *Cx. pipiens*, fueron descriptos diferentes loci de microsatélites para poder diferenciar especies que se encuentran dentro de este complejo y que son difíciles de determinar de acuerdo con sus caracteres morfológicos (Fonseca *et al.*, 1998; Keyghobadi *et al.*, 2004). Fonseca *et al*. (2004), utilizaron ocho loci de microsatélites (CQ11, CQ26, CxqGT4, CxqGT6b, CxpGT4, CxpGT9, CxpGT12, y CxpGT46), para analizar miembros del complejo *Cx. pipiens* con el fin de discriminar formas autógenas (en poblaciones subterráneas) y formas anautógenas (en poblaciones no subterráneas) de *Cx. pipiens* de Gran Bretaña y Alemania. También analizaron otras poblaciones anautógenas de Suecia, Francia, Italia, norte de África, Oriente Medio, Japón, Australia y Estados Unidos. Mediante el análisis de estos microsatélites en muestras de Europa, cada forma, que difiere en su comportamiento y fisiología, generó un perfil único de microsatélites (*fingerprint*), que permitió diferenciarlas perfectamente entre sí. Keyghobadi *et al*. (2004) utilizaron grupos de microsatélites en poblaciones de *Cx. pipiens* de Albany, Estados Unidos y concluyeron que estos marcadores son útiles para estudios de estructura de la población y de la variación intraespecífica de esta especie, permitiendo detectar híbridos entre las dos formas. Este resultado fue de gran impor-

tancia para comprender factores que intervienen en la circulación del virus del Nilo occidental en América del Norte. Fonseca *et al*. (2009) realizaron estudios con microsatélites en *Cx. pipiens pallens*, mosquito perteneciente al complejo *Cx. pipiens* de Asia de estatus taxonómico controversial. El análisis de las secuencias suministró una fuerte evidencia de que *Cx. pipiens pallens* constituye una subespecie con identidad propia, diferente de la subespecie *Cx. pipiens pipiens* y de la especie *Cx. quinquefasciatus* de Europa. Los análisis del genotipo de multilocus basado en los loci de microsatélites, revelaron además una reciente hibridación entre *Cx. pipiens pallens* y *Cx. quinquefasciatus* en el sur de Japón.

Amplificación aleatoria de DNA polimórfico

La amplificación aleatoria de DNA polimórfico conocida como RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*), es una técnica que consiste en la amplificación por medio de PCR de fragmentos de DNA, a partir de la utilización de cebadores cortos que se hibridan en regiones aleatorias del genoma. La existencia de polimorfismos entre distintos individuos se determina como la presencia o ausencia de fragmentos del DNA amplificado (Williams *et al*., 1990). Esta técnica fue muy utilizada para estudios de genética de poblaciones de especies de *Anopheles* y para diferenciar especies crípticas de este género de mosquitos (Wilkerson *et al*., 1993; Sucharit y Komalamisra, 1997; Manguin *et al*., 1999; Kengne *et al*., 2001; Manguin *et al*., 2002; Posso *et al*., 2003). También fue útil para estudios de variabilidad genética en poblaciones de *Ae. aegypti* (Arshad *et al*., 2015), *Cx. quinquefasciatus* y *Ae. albopictus* (Gupta, 2015). Finalmente, Hoshino *et al*. (2015) diferenciaron dos líneas celulares de *Armigeres* (*Armigeres*) *subalbatus* (Coquillett), especie que se sospecha es transmisora de filariasis bancroftiana y que se usa como modelo para estudios inmunológicos, utilizando la técnica RADP-PCR.

Espaciadores intergénicos (IGS)

Estos espaciadores comprenden una de las regiones genómicas más variables y poseen un alto polimorfismo genético. Debido a estas características se consideran como marcadores prometedores para distinguir especies que no pueden ser diferenciadas por sus caracteres morfológicos. Secuencias correspondientes a la región IGS fueron utilizadas por Shaikevich *et al*. (2013) para diferenciar especies del género *Culex* (*Culex molestus*, *Culex torrentium* y *Cx. pipiens pallens*). Los resultados obtenidos por medio de los análisis de secuencias correspondientes a este gen, permitieron determinar que este marcador sería eficaz para el análisis de las relaciones filogenéticas dentro del género *Culex,* en particular, aquellos miembros pertenecientes al complejo *Cx. pipiens.*

Análisis de secuencias correspondientes a especies de mosquitos presentes en Argentina

En la actualidad, el uso de técnicas moleculares para la identificación de especies de mosquitos en Argentina es escaso. Los trabajos publicados son recientes y abordan la identificación de especies usando solo los genes 18S RNAr y COI y microsatélites.

Díaz-Nieto *et al*. (2013) analizaron la utilidad del gen 18S RNAr para identificar especies de mosquitos presentes en la ciudad de Mar del Plata y sus alrededores. En este trabajo los autores estudiaron 14 especies pertenecientes a cuatro géneros (*Culex*, *Ochlerotatus*, *Psorophora* y *Uranotaenia*) en base a ejemplares recolectados en el campo. Las secuencias obtenidas a partir de las especies identificadas, fueron comparadas con secuencias de las bases públicas de datos, pertenecientes a especies de estos géneros. Adicionalmente se utilizaron secuencias correspondientes a los géneros *Anopheles*, *Aedes* y *Toxorhynchites* para realizar los análisis filogenéticos. Las estimaciones filogenéticas, obtenidas a partir de secuencias de ese gen, permitieron establecer clados a nivel supragenérico, genérico y específico. A nivel supragenérico, los resultados consignados en Díaz-Nieto *et al*. (2013) mostraron que las especies se agruparon en las subfamilias Anophelinae y Culicinae en coincidencia con la clasificación tradicional. A nivel de género, los clados construidos con la técnica molecular empleada agruparon especies también concordantemente con la taxonomía basada en la morfología. Así, las especies de *Anopheles* formaron un grupo basal con respecto a los otros miembros de la familia; *Toxorhynchites* integró un clado basal con Culicinae, sosteniendo a *Toxorhynchitini* como una tribu separada pero no como una subfamilia; se confirmó la monofilia de *Culex*; la idea de sostener a *Ochlerotatus* como un género separado de *Aedes* no fue compatible con los árboles filogenéticos; *Psorophora* integró un clado diferente de *Ochlerotatus* y *Aedes*; *Aedeomyia* y *Uranotaenia* resultaron más estrechamente relaciona-

dos con el Grupo *Ochlerotatus* + *Aedes* que con *Psorophora*, *Culiseta* y el grupo *Coquillettidia*. Finalmente, a nivel específico, se observaron agrupaciones que no estaban en completa correspondencia con la clasificación tradicional. Por ejemplo, las dos especies de *Ochlerotatus* recolectadas en la zona de estudio (*Oc. crinifer* y *Oc. albifasciatus*) no pudieron ser separadas como especies diferentes en las filogenias generadas; *Psorophora cyanescens*, único representante nativo del género en las muestras, no pudo ser diferenciada de especies congenéricas foráneas incluidas en este análisis; similarmente, *Uranotenia lowi* (especie nativa) no pudo separarse de *Uranotaenia sapphirina* (Osten Sacken) (especie exótica). Con respecto al género *Culex*, se obtuvo resolución suficiente para separar algunas especies, como en el caso de *Culex maxi*, *Cx. brethesi* y *Cx. eduardoi*, pero no para otras como *Cx. pipiens*, que no se pudo separar de *Cx. apicinus*, o *Cx. renatoi* de *Cx. chidesteri*. En resumen, el estudio sugirió que no habría información suficiente en estos genes para lograr la separación específica sin ambigüedades.

De acuerdo a estos resultados, Díaz-Nieto *et al*. (2013) concluyeron que el análisis de secuencias 18S DNAr correspondientes a especies de culícidos de Argentina resultó ser una herramienta eficiente para diferenciar mosquitos a nivel genérico, y que el método posee limitaciones para diferenciar culícidos a nivel específico. Finalmente, destacaron que estas incongruencias encontradas en el análisis de las secuencias correspondientes al gen 18S RNAr, también se encuentran actualmente en discusión entre los investigadores que realizan estudios taxonómicos en base a caracteres morfológicos, enfatizando principalmente las dificultades durante la identificación de algunas especies del género *Culex* (Duret, 1953; Bram, 1967; Sirivanakarn y White, 1978; Mitchell *et al*., 1984; Brewer *et al*., 1987; Ishii, 1991; Almirón *et al*., 1995; Vinogradova, 2000; Harbach, 2007; 2013; Huang *et al*., 2011; Micieli *et al*., 2013).

Por otro lado, Laurito *et al*. (2013) estudiaron 22 especies del subgénero *Culex* (*Culex*) procedentes de Argentina y Brasil, y encontraron que del total de secuencias COI obtenidas a partir de insectos adultos, el 69 % fue adjudicado correctamente a la especie determinada de acuerdo con criterios morfológicos, a través del algoritmo de coincidencia más cercana (*Best Close Match*). Los CBG de *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus* se solaparon en el análisis *neighbor-joining* (NJ), hecho que los autores relacionaron con la existencia de formas intermedias o híbridos en la provincia de Córdoba (Brewer *et al*., 1987) y la reciente especiación del complejo *Cx. pipiens*. Las mismas limitaciones en la aplicación de los CBG para diferenciar especies del género *Culex* que encontraron Díaz-Nieto *et al*. (2013) trabajando con poblaciones naturales del partido de General Pueyrredón (Buenos Aires) fueron encontradas por Laurito *et al*. (2013). En su análisis, las secuencias de *Culex surinamensis* Dyar, *Culex maxi*, *Culex camposi* Dyar y *Cx. coronator* se agruparon juntas en un linaje irresuelto. Sin embargo, pudieron identificar con precisión cinco linajes de mosquitos del subgénero *Culex* (*Culex*) utilizando los CBG: *Culex acharistus*, *Cx. chidesteri*, *Culex dolosus*, *Culex lygrus* Root y *Culex saltanensis*. Berrón (2014), al analizar secuencias COI de 32 especies de mosquitos distribuidos en el centro y noreste de Argentina, determinó que solo dos de ellas presentaron CBG solapados como resultado del análisis NJ de estas secuencias. Por otro lado, tres pares de especies presentaron divergencia interespecífica muy baja (*Cx. bidens* - *Culex interfor*; *Culex brethesi* - *Culex dolosus* y *Psorophora albigenu / varipes* - *Psorophora discrucians*). En la ecorregión de las Yungas del noroeste de Argentina, fueron utilizadas recientemente secuencias del gen COI para estudiar la demografía de *Anopheles pseudopunctipennis*. Dantur Juri *et al*. (2014) al analizar secuencias COI de mosquitos obtenidos de esa área, no encontraron diferencias entre poblaciones del norte y del sur de las yungas, por lo cual propusieron que existe un flujo génico entre esas zonas de esa ecorregión.

Micieli *et al*. (2013) analizaron microsatélites, previamente utilizados para estudiar especies del género *Culex* (Smith *et al*., 2005), en ejemplares de ese género recolectados en zanjas de drenaje de las ciudades de La Plata y Berisso. El análisis de las secuencias obtenidas permitieron revelar la presencia de *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. pipiens* forma *molestus* e híbridos en las poblaciones de mosquitos estudiados.

Conclusiones

Existe un número importante de especies de culícidos que carecen de caracteres morfológicos inequívocos para su determinación taxonómica en algunos de sus estados y/o sexo. Los métodos moleculares de identificación taxonómica han probado ser exitosos en muchos de estos casos. Los continuos resultados positivos en este sentido han promovido que cada vez más grupos de investigación utilicen estas técnicas para la determinación confiable de especies de mosquitos isomórficas o de difícil

determinación morfológica. Simultáneamente, muchos de estos grupos han contribuido y contribuyen a incrementar el número de secuencias patrón disponible en las bases de secuencias génicas públicas, de manera de ampliar el número de especies de culícidos representadas y la cobertura geográfica de dichas especies. En consecuencia, a medida que aumenta el número de secuencias patrón disponible, la técnica se torna cada vez más eficaz.

Para que la herramienta funcione correctamente es necesario que las bases públicas de secuencias génicas sean confiables; es decir, las secuencias patrones deben provenir de ejemplares correctamente identificados taxonómicamente. Idealmente, los especímenes que den origen a secuencias patrones deberían estar en buen estado de conservación, permanecer en colecciones públicas y deberían ser identificados por taxónomos experimentados. Linton *et al*. (2002) al analizar secuencias del gen ITS2 de especies pertenecientes al complejo de *Anopheles maculipennis*, determinaron que existían errores y discrepancias cuando analizaban secuencias similares de las mismas especies. Debido a esto plantearon que, en muchos casos, las bases de datos públicas, al no considerar de qué manera se realiza la identificación de las especies a partir de las cuales se generan las secuencias, pueden incluir datos de muestras que han sido identificadas incorrectamente, secuencias de calidad dudosa, especímenes de origen desconocido o una combinación de dichos errores y en estos casos, dichas bases actúan como un repositorio no curado para los datos de las secuencias. Por estos motivos, en el momento en que se toma información de estas bases de datos, cada investigador debe establecer los recaudos necesarios para elegir las secuencias que incluirá en sus análisis. Probablemente en un futuro las bases públicas de datos tomen en cuenta los mecanismos considerados en la identificación previa de los ejemplares a partir de los cuales se genera cada una de las secuencias. En este sentido, el *Barcode of Life Data Systems* (BOLDSystems: www.boldsystems.org), que es un repositorio de datos de secuencias del gen COI y de los especímenes que las originan (además de una plataforma de trabajo para los investigadores que desean trabajar con los CBG), exige ciertas condiciones para que las secuencias adquieran el status de “código de barras”: que sean secuencias de alta calidad y que las mismas puedan ser asociadas a un espécimen cuya taxonomía pueda ser revisada continuamente a través de su depósito en colecciones públicas y permanentes (Ratnasingham y Hebert, 2007). Además, entre otros datos, se requiere el nombre, la institución y el correo electrónico de la persona que identifica a los ejemplares a partir de los cuales se originan los CBG, la cual puede ser consultada ante cualquier duda.

Por otro lado, se debe discutir también la factibilidad de realizar la identificación de las especies por métodos basados en caracteres morfológicos o por métodos de biología molecular. En términos generales, para realizar la identificación morfológica solo se requiere de un equipo óptico adecuado, una o varias claves taxonómicas y un investigador entrenado. Solo en algunos casos es necesario realizar el montaje de genitalias, que implica el uso de algunos insumos de bajo costo, pero requiere tiempo y experiencia por parte de quien lo lleve a cabo. Para la identificación taxonómica a partir de secuencias génicas, en cambio, se necesitan reactivos e insumos costosos, algunos equipamientos tales como microcentrífuga, termociclador, cubas de electroforesis y digitalizador de imágenes, así como un servicio de secuenciación. Sin duda, las técnicas de biología molecular tienen un costo mayor, no obstante los mismos han disminuido considerablemente en los últimos años debido al intenso uso que los grupos de investigación hacen de ellas. En general, se puede decir que estas técnicas hoy son de fácil acceso para gran parte de los equipos científicos del país. Es claro que ambas metodologías tienen ventajas y desventajas, por lo que la decisión de cuál será la mejor opción para identificar a las especies dependerá de cada caso. En los casos en los que los especímenes sean de fácil e inequívoca identificación a través de su anatomía externa, la mejor opción posiblemente sea la determinación taxonómica basada en los caracteres morfológicos, ya que se podrá realizar rápidamente, con bajo esfuerzo humano y bajo costo económico. Por otro lado, para identificar especies isomórficas u organismos en mal estado de conservación, las herramientas moleculares serán la mejor opción. Sin embargo, aun en la actualidad hay algunas inconsistencias entre la identificación a través de caracteres morfológicos y la taxonomía molecular y hasta el momento no hay consenso con respecto a qué criterio se debería tomar en estos casos. Por lo tanto cada investigador deberá decidir qué herramienta será más correcta de acuerdo a la problemática a resolver.

Las técnicas de identificación de las especies basadas en los caracteres morfológicos son eficientes en muchos casos; cuando no, las herramientas moleculares son de gran ayuda. Es indiscutible el aporte que las mismas han realizado en la identificación, por ejemplo, de ejemplares en mal estado de conservación, especímenes en estadios de desarrollo temprano para los cuales no hay claves disponibles, especies crípticas y complejos de especies. Sin embargo, a veces ninguna de las técnicas menciona-

das resuelve la identificación taxonómica. Son los casos de posible especiación reciente, hibridación, etc. Por ello consideramos, al igual que muchos otros investigadores, que la taxonomía de hoy en día debería abordarse desde un enfoque multidisciplinario, que incluya datos morfológicos, moleculares, ecológicos y de distribución geográfica.

Bibliografía

1. Almirón WR, Humeres SG, Gardenal CN. 1995. Distribution and hybridization between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 469-473.
2. Aransay AM, Scoulica E, Tselentis Y, Ready PD. 2000. Phylogenetic relationships of phlebotomine sandflies inferred from small subunit nuclear ribosomal DNA. Insect Mol Biol. 9: 157-168.
3. Arshad Z, Akram W, Zahoor MK, Qureshi NA, Nasir S. 2015. Genetic variability in dengue mosquito *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Punjab, Pakistan using RAPD markers. Pak J Agri Sci. 52: 1065-1071.
4. Bahnck CM, Fonseca DM. 2006. Rapid assay to identify the two genetic forms of *Culex* (*Culex*) *pipiens* L. (Diptera: Culicidae) and hybrid populations. Am J Trop Med Hyg. 75: 251-255.
5. Bargues MD, Latorre JM, Morchon R, Simon F, Escosa R, Aranda C, Sainz S, Fuentes MV, Mas-Coma S. 2006. rDNA sequences of *Anopheles* species from the Iberian peninsula and an evaluation of the 18S rRNA gene as phylogenetic marker in anophelinae. J Med Entomol. 43: 508-517.
6. Becker N, Petric D, Zgomba M, Boase C, Madon M, Dahl C, Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. 1º ed. Springer.
7.Beckingham K. 1982. Insect rDNA. En: Busch H, Rothblum L, eds. New York: Academic Press. pp. 205-269.
8. Beebe NW, Cooper RD, Morrison DA, Ellis JT. 2000a. A phylogenetic study of the *Anopheles punctulatus* group of malaria vectors comparing rDNA sequence alignments derived from the mitochondrial and nuclear small ribosomal subunits. Mol Phylogenet Evol. 17: 430-436.
9. Beebe NW, Cooper RD, Morrison DA, Ellis JT. 2000b. Subset partitioning of the ribosomal DNA small subunit and its effects on the phylogeny of the *Anopheles punctulatus* group. Insect Mol Biol. 9: 515-520.
10. Beebe NW, Saul A. 1995. Discrimination of all members of the *Anopheles punctulatus* complex by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism analysis. American Am J Trop Med Hyg. 53: 478-481.
11. Berrón CI. 2014. Preferencia de hospedadores aviares en especies de mosquitos Género *Culex* asociadas a la transmisión de Flavivirus (Flaviviridae) en el arco sur de la laguna Mar Chiquita. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Córdoba.
12. Bourguet D, Raymond M, Fournier D, Malcolm CA, Toutant JP, Arpagaus M. 1996. Existence of two acetylcholinesterases in the mosquito *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). J Neurochem. 67: 2115-2123.
13. Bram RA. 1967. Classification of *Culex* subgenus *Culex* in the new world (Diptera: Culicidae). Proceedings of the United States National Museum. 120: 1-122.
14. Brewer M, Buffa L, Almirón W. 1987. *Culex pipiens quinquefasciatus* y *Culex pipiens pipiens* (Diptera: Culicidae) en Córdoba, Argentina. Rev Per Entomol. 29: 69-72.
15. Caterino MS, Cho S, Sperling FA. 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving Tower of Babel. Annu Rev Entomol. 45: 1-54.
16. Chan A, Chiang LP, Hapuarachchi HC, Tan CH, Pang SC, Lee R, Lee KS, Ng LC, Lam-Phua SG. 2014. DNA barcoding: complementing morphological identification of mosquito species in Singapore. Parasit Vectors 7: 569.
17. Chan YL, Olvera J, Wool IG. 1983. The structure of rat 28S ribosomal ribonucleic add inferred from the sequence of nucleotides in a gene. Nucleic Acids Res. 11: 7819-7831.
18. Cockburn AF, Zhang Z, Perera OP, Kaiser P, Seawright JA, Mitchell SE. 1993. A new species of the *Anopheles crucians* complex: detection by mitochondrial DNA polymorphisms. Proceedings of the Third Symposium, 8-11 February 1993, Vero Beach, FL.
19. Coetzee M, Hunt RH, Wilkerson R, Della Torre M, Mamadou B, Coulibaly MB, Besansky NJ. 2013. *Anopheles coluzzii* and *Anopheles amharicus*, new members of the *Anopheles gambiae* complex. Zootaxa. 3619: 246-274.
20. Conn JE, Moreno M, Saavedra M, Bickersmith SA, Knoll E, Fernandez R, Vera H, Burrus RG, Lescano AG, Sanchez JF, Rivera E, Vinetz JM. 2013. Molecular taxonomy of *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *benarrochi* (Diptera: Culicidae) and malaria epidemiology in southern Amazonian Peru. Am J Trop Med Hyg. 88: 319-324.
21. Cornel AJ, Porter CH, Collins FH. 1996. Polymerase chain reaction species diagnostic assay for *Anopheles quadrimaculatus* cryptic species (Diptera: Culicidae) based on ribosomal DNA ITS2 sequences. J Med Entomol. 33: 109-116.
22. Crabtree MB, Savage HM, Miller BR. 1995. Development of a species-diagnostic polymerase chain reaction assay for the identification of *Culex* vectors of St. Louis encephalitis virus based on interspecies sequence variation in ribosomal DNA spacers. Am J Trop Med Hyg. 53: 105-109.
23. Cywinska A, Hunter FF, Hebert PDN. 2006. Identifying Canadian mosquito species through DNA barcodes. Med Vet Entomol. 20: 413-424.
24. Dantur Juri MJ, Moreno M, Izaguirre MJP, Navarro JC, Zaidenberg MO, Almirón WR, Claps GL, Conn JE. 2014. Demographic history and population structure of *Anopheles pseudopunctipennis* in Argentina based on the mitochondrial COI gene. Parasit Vectors. 7: 423.
25. Demari-Silva B, Tavares Vesgueiro F, Sallum MA, Toledo Marrelli M. 2011. Taxonomic and Phylogenetic Relationships between Species of the Genus *Culex* (Diptera: Culicidae) from Brazil Inferred from the Cytochrome *c* Oxidase I Mitochondrial Gene. J Med Entomol. 48: 272-279.
26. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Parisi G, Farina JL, Vidal-Domínguez ME, Perotti MA, Berón CM. 2013. Distribution of mosquitoes in the south east of Argentina and first report on the analysis based on 18S rDNA and COI sequences. Plos One. 8: e75516.
27. Duret JP. 1953. Notas sobre *Culex* Argentinos (Diptera: Culicidae). Rev San Milit Argen. 52: 272-278.
28. Foley DH, Beebe NW, Torres EP, Saul A. 1996. Misidentification of a Philippine malaria vector revealed by allozyme and ribosomal DNA markers. Am J Trop Med Hyg. 54: 46-48.
29. Fonseca DM, Atkinson CT, Fleischer RC. 1998. Microsatellite primers for *Culex pipiens quinquefasciatus*, the vector of avian malaria in Hawaii. Mol Ecol. 7: 1617-1619.
30. Fonseca DM, Keyghobadi N, Malcolm CA, Mehmet C, Schaffner F, Mogi M, Fleischer RC, Wilkerson RC. 2004. Emerging vectors in the *Culex pipiens* complex. Science. 303: 1535-1538.
31. Fonseca DM, Smith JL, Kim HC, Mogi M. 2009. Population genetics of the mosquito *Culex pipiens pallens* reveals sex-linked asymmetric introgression by *Culex quinquefasciatus*. Infect Genet Evol. 9: 1197-1203.
32. Gao Q, Beebe NW, Cooper RD. 2004. Molecular identification of the malaria vectors *Anopheles anthropophagus* and *Anopheles sinensis* (Diptera: Culicidae) in central China using polymerase chain reaction and appraisal of their position within the Hyrcanus group. J Med Entomol. 41: 5-11.
33. Gillespie JJ, Johnston JS, Cannone JJ, Gutell RR. 2006. Characteristics of the nuclear (18S, 5.8 S, 28S and 5S) and mitochondrial (12S and 16S) rRNA genes of *Apis mellifera* (Insecta: Hymenoptera): structure, organization, and retrotransposable elements. Insect Mol Biol. 15: 657-686.
34. Gómez GF, Bickersmith SA, González R, Conn JE, Correa MM. 2015. Molecular taxonomy provides new insights into *Anopheles* species of the

neotropical Arribalzagia series. Plos One. 10: e0119488.
35. González R, Carrejo N, Wilkerson RC, Alarcon J, Alarcon-Ormasa J, Ruiz F, Bhatia R, Loaiza J, Linton Y. 2010. Confirmation of *Anopheles* (*Anopheles*) *calderoni* Wilkerson, 1991 (Diptera: Culicidae) in Colombia and Ecuador through molecular and morphological correlation with topotypic material. Mem Inst Oswaldo Cruz. 105: 1001-1009.
36. Gunay F, Alten B, Simsek F, Aldemir A, Linton Y. 2015. Barcoding Turkish *Culex* mosquitoes to facilitate arbovirus vector incrimination studies reveals hidden diversity and new potential vectors. Acta Tropica. 143: 112-120.
37. Gupta S. 2015. Genetic analysis of selected mosquito vectors using random amplified polymorphic DNA RAPD Marker in Agra region. PhD thesis. Faculty of Science Dayalbagh Educational Institute. Deemed University. Dayalbagh.
38. Hancock JM. 1999. Microsatellites and other simple sequences: genomic context and mutational mechanisms. En: Goldstein DB, Schlötterer C eds. Microsatellites, evolution and applications. Oxford University Press. Oxford, Nueva York. pp. 1-10.
39. Harbach RE. 2007. The Culicidae (Diptera): A review of taxonomy, classification and phylogeny. Zootaxa. 638: 591-638.
40. Harbach RE. 2012. *Culex pipiens*: species versus species complex - taxonomic history and perspective. J Am Mosq Control Assoc. 28: 10-23.
41. Harbach RE. 2013. *Culex* classification. Mosquito taxonomic inventory. Disponibre en: http://mosquito-taxonomic-inventory.info/. Accessed: 24 April 2013.
42. Harrison BA, Ruiz-Lopez F, Calderon Falero G, Savage HM, Pecor JE, Wilkerson RC. 2012. *Anopheles* (*Kerteszia*) *lepidotus* (Diptera: Culicidae), not the malaria vector we thought it was: Revised male and female morphology; larva, pupa and male genitalia characters; and molecular verification. Zootaxa. 3218: 1-17.
43. Hebert PD, Cywinska A, Ball SL, deWaard JR. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. Proc Biol Sci. 270: 313-321.
44. Hillis DM, Dixon MT, 1991. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. Q Rev Biol. 411-453.
45. Hoshino K, Isawa H, Kuwata R, Tajima S, Takasaki T, Iwabuchi K, Sawabe K, Kobayashi M, Sasaki T. 2015. Establishment and characterization of two new cell lines from the mosquito *Armigeres subalbatus* (Coquillett) (Diptera: Culicidae). In Vitro Cell Devel Biol. 51: 672-679.
46. Huang S, Molaei G, Andreadis TG. 2011. Reexamination of the *Culex pipiens* hybridization zone in the eastern United States by ribosomal DNA-based single nucleotide polymorphism markers. Am J Trop Med Hyg. 85: 434-441.
47. Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2000. Mr. Bayes: Bayesian inference of phylogeny. NY: Department of Biology, University of Rochester, Rochester Press.
48. Ishii T. 1991. The *Culex pipiens* complex. An old but new insect pest. SP World, Osaka. 18: 12-15.
49. Jaramillo LM, Gutiérrez LA, Luckhart S, Conn JE, Correa MM. 2011. Molecular evidence for a single taxon, *Anopheles nuneztovari* sl, from two endemic malaria regions in Colombia. Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 1017-1023.
50. Kengne P, Trung HD, Baimai V, Coosemans M, Manguin S. 2001. A multiplex PCR-based method derived from random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers for the identification of species of the *Anopheles minimus* group in Southeast Asia. Insect Mol Biol. 10: 427-435.
51. Kerr KCR, Lijtmaer DA, Barreira AS, Herbert PDN, Tubaro PL. 2009. Probing evolutionary patterns in Neotropical birds through DNA barcodes. Plos One. 4: e4379.
52. Kerr KCR, Stoeckle MY, Dove CJ, Weigt LA, Francis CM, Hebert PDN. 2007. Comprehensive DNA barcode coverage of North American birds. Mol Ecol Notes. 7: 535-543.
53. Keyghobadi N, Matrone MA, Ebel GD, Kramer LD, Fonseca DM. 2004. Microsatellite loci from the northern house mosquito (*Culex pipiens*), a principal vector of West Nile virus in North America. Mol Ecol. 4: 20-22.
54. Koekemoer LL, Kamau Hunt RH, Coetzee M. 2002. A cocktail polymerase chain reaction assay to identify members of the *Anopheles funestus* (Diptera: Culicidae) group. Am J Trop Med Hyg. 6: 804-811.
55. Kumar NP, Rajavel AR, Natarajan R, Jambulingam P. 2007. DNA barcodes can distinguish species of Indian mosquitoes (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 44: 1-7.
56. Lafontaine DL, Tollervey D. 2001. The function and synthesis of ribosomes. Nat Rev Mol Cell Biol. 2: 514-520.
57. Laurito M, Oliveira TM, Almirón WR, Sallum MA. 2013. COI barcode versus morphological identification of *Culex* (*Culex*) (Diptera: Culicidae) species: a case study using samples from Argentina and Brazil. Mem Inst Oswaldo Cruz. 108: 110-122.
58. Li C, Wilkerson RC. 2007. Intragenomic rDNA ITS2 variation in the neotropical *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *albitarsis* complex (Diptera: Culicidae). J Hered. 98: 51-59.
59. Linton YM, Pecor JE, Porter CH, Mitchell LB, Garzón-Moreno A, Foley DH, Pecor DB, Wilkerson RC, 2013. Mosquitoes of eastern Amazonian Ecuador: biodiversity, bionomics and barcodes. Mem Inst Oswaldo Cruz. 108: 100-109.
60. Linton YM, Samanidou-Voyadjoglou A, Harbach RE. 2002.
Ribosomal ITS2 sequence data for *Anopheles maculipennis* and *An. messeae* in northern Greece, with a critical assessment of previously published sequences. Insect Mol Biol. 11: 379-383.
61. Maddison D, Baker MD, Ober K. 1999. Phylogeny of carabid beetles as inferred from 18S ribosomal DNA (Coleoptera: Carabidae). Syst Entomol. 24: 103-138.
62. Malcolm CA, Bourguet D, Ascolillo A, Rooker SJ, Garvey CF, Hall LM, Pasteur N, Raymond M, 1998. A sex-linked *Ace* gene, not linked to insensitive acetylcholinesterase-mediated insecticide resistance in *Culex pipiens*. Insect Mol Biol. 7: 107-120.
63. Manguin S, Kengne P, Sonnier L, Harbach RE, Baimai V, Trung HD, Coosemans M. 2002. SCAR markers and multiplex PCR-based identification of isomorphic species in the *Anopheles dirus* complex in Southeast Asia. Med Vet Entomol. 16: 46-54.
64. Manguin S, Wilkerson RC, Conn JE, Rubio-Palis Y, Danoff-Burg JA, Roberts DR. 1999. Population structure of the primary malaria vector in South America, *Anopheles darlingi*, using isozyme, random amplified polymorphic DNA, internal transcribed spacer 2, and morphologic markers. Am J Trop Med Hyg. 60: 364-76.
65. Micieli MV, Matacchiero AC, Muttis E, Fonseca DM, Aliota MT, Kramer LD. 2013. Vector competence of Argentine mosquitoes (Diptera: Culicidae) for *West Nile virus* (Flaviviridae: Flavivirus). Med Entomol. 50: 853-862.
66. Miller BR, Crabtree MB, Savage HM. 1997. Phylogenetic relationships of the Culicomorpha inferred from 18S and 5.8S ribosomal DNA sequences (Diptera: Nematocera). Insect Mol Biol. 6: 105-114.
67. Mitchell C, Darsie R, Monath T. 1984. Occurrence of autogenous *Culex pipiens* Linnaeus 1758 (Diptera: Culicidae) in Argentina and notes on distribution of the complex. Mosq Sys. 16: 308-316.
68. Mullis K, Faloona F, Scharf S, Saiki R, Horn G, Erlich H. 1986. Specific enzymatic amplification of DNA *in-vitro*: the polymerase chain reaction. En: Cold Spring Harbor Laboratory Press. pp. 263-273.
69. Munstermann LE. 1995. Mosquito systematics: current status, new trends, associated complications. J Vector Ecol. 20: 129-138.
70. Munstermann LE, Conn JE. 1997. Systematics of mosquito disease vectors (Diptera: Culicidae): Impact of molecular biology and cladistic analysis. Annu Rev Entomol. 42: 351-369.
71. Noller HF. 2005. RNA structure: reading the ribosome. Science. 309: 1508-1514.
72. Phuc HK, Ball AJ, Son L, Hanh NV, Tu ND, Lien NG, Verardi A, Townson H. 2003. Multiplex PCR assay for malaria vector *Anopheles minimus* and four related species in the Myzomyia Series from Southeast Asia. Med Vet Entomol. 17: 423-428.
73. Polanco C, González AI, de la Fuente A, Dover GA. 1998. Multigene family of ribosomal DNA in *Drosophila melanogaster* reveals contrasting patterns of homogenization for IGS and ITS spacer regions: a possible mechanism to resolve this paradox. Genetics. 149: 243-256.
74. Posso CE, Gonzalez R, Cardenas H, Gallego G, Duque MC, Suarez MF. 2003. Random amplified polymorphic DNA analysis of *Anopheles nuneztovari* (Diptera: Culicidae) from Western and northeastern Colombia. Mem Inst Oswaldo Cruz. 98: 469-476.
75. Rajavel AR, Kumar NP, Natarajan R, Vanamail P, Rathinakumar A, Jambulingam P. 2015. Morphological and molecular characterization of the ecological, biological and behavioural variants of the JE vector *Culex tritaeniorhynchus*: An assessment of its taxonomic status. J Vector Borne Dis. 52: 40-51.
76. Ratnasingham S, Hebert PDN. 2007. BOLD: The Barcode of Life Data System (www.barcodinglife.org). Mol Ecol Notes. 7: 355-364.
77. Reinert JF. 2000. New classification for the composite genus *Aedes* (Diptera: Culicidae: Aedini), elevation of subgenus *Ochlerotatus* to generic rank, reclassification of the other subgenera, and notes on certain subgenera and species. J Am Mosq Contr Assoc. 16: 175-188.
78. Ruiz F, Linton Y, Ponsonby DJ, Conn JE, Herrera M, Quiñones ML, Vélez ID, Wilkerson RC. 2010. Molecular comparison of topotypic specimens confirms *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *dunhami* Causey (Diptera: Culicidae) in the Colombian Amazon. Mem Inst Oswaldo Cruz. 105: 899-903.
79. Ruiz-Lopez F, Wilkerson RC, Conn JE, McKeon S, Levin DM, Quiñones ML, Póvoa MM, Linton Y. 2012. DNA barcoding reveals both known and novel taxa in the Albitarsis Group (*Anopheles*: *Nyssorhynchus*) of Neotropical malaria vectors. Parasit Vectors. 5:1.

80. Sanogo YO, Kim CH, Lampman R, Halvorsen JG, Gad AM, Novak RJ. 2008. Identification of male specimens of the *Culex pipiens* complex (Diptera: Culicidae) in the hybrid zone using morphology and molecular techniques. J Med Entomol. 45: 203-209.
81. Schofield CJ 1988. Biosystematics of the Triatominae. Oxford: Clarendon Press.
82. Shaikevich EV, Zagoskin MV, Mukha DV. 2013. Comparative characteristics of the intergenic spacer of the ribosomal RNA gene cluster in mosquitoes of the genus *Culex* (Diptera: Culicidae). Mol Biol. 47: 364-372.
83. Sharpe RG, Hims MM, Harbach RE, Butlin RK. 1999. PCR based methods for identification of species of the *Anopheles minimus* group: allele specific amplification and single strand conformation polymorphism. Med Vet Entomol. 13: 265-273.
84. Shepard JJ, Andreadis TG, Vossbrinck CR. 2006. Molecular phylogeny and evolutionary relationships among mosquitoes (Diptera: Culicidae) from the northeastern United States based on small subunit ribosomal DNA (18S rDNA) sequences. J Med Entomol. 43: 443-454.
85. Singh OP, Chandra D, Nanda N, Raghavendra K, Sunil S, Sharma SK, Dua VK, Subbarao S K. 2004. Differentiation of members of the *Anopheles fluviatilis* species complex by an allele-specific polymerase chain reaction based on 28S ribosomal DNA sequences. Am J Trop Med Hyg. 70: 27-32.
86. Sirivanakarn S, White GB. 1978. Neotype designation of *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae). Proc Entomol Soc Wash. 30: 360-372.
87. Smith JL, Fonseca DM. 2004. Rapid assays for identification of members of the *Culex* (*Culex*) *pipiens* complex, their hybrids, and other sibling species (Diptera: Culicidae). Am J Trop Med Hyg. 70: 339-345.
88. Smith JL, Keyghobadi N, Matrone MA, Escher R, Fonseca DM. 2005. Cross-species comparison of microsatellite loci in the *Culex pipiens* complex and beyond. Mol Ecol Notes. 5: 697-700.
89. Sorensen JT, Campbell BC, Gill RJ, Steffen-Campbell JD. 1995. Non-monophyly of Auchenorrhyncha ("Homoptera"), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications within pre-Heteropterodea Hemiptera (sl) and a proposal for new monophyletic suborders. Pan-Pac Entomol. 71: 31-60.
90. Sucharit S, Komalamisra N. 1997. Differentiation of *Anopheles minimus* species complex by RAPD-PCR technique. J Med Assoc. 80: 598-602.
91. Torres EP, Foley DH, Saul A. 2000. Ribosomal DNA sequence markers differentiate two species of the *Anopheles maculatus* (Diptera: Culicidae) complex in the Philippines. J Med Entomol. 37: 933-937.
92. Vinogradova EB. 2000. *Culex pipiens pipiens* mosquitoes: taxonomy, distribution, ecology, physiology, genetics, applied importance and control. Bulgaria: Pensoft Press.
93. Wang G, Li C, Guo X, Xing D, Dong Y, Wang Z, Zhang Y, Liu M, Zheng Z, Zhang H, Zhu X, Wu, Z, Zhao T. 2012. Identifying the main mosquito species in China based on DNA barcoding. Plos One. 7: e47051.
94. Wang XC, Liu C, Huang L, Bengtsson–Palme J, Chen H, Zhang JH, Cai D, Li JQ. 2015. ITS1: a DNA barcode better than ITS2 in eukaryotes? Mol Ecol Resour. 15: 573-586.
95.Ward RD, Zemlak TS, Innes BH, Last PR, Hebert PD. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. Phil Trans R Soc B. 360: 1847-1857.
96. Weill M, Fort P, Berthomieu A, Dubois MP, Pasteur N, Raymond M, 2002. A novel acetylcholinesterase gene in mosquitoes codes for the insecticide target and is non-homologous to the ace gene in *Drosophila*. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 269: 2007-2016.
97. Wesson DM, Porter CH, Collins FH. 1992. Sequence and secondary structure comparisons of ITS rDNA in mosquitoes (Diptera: Culicidae). Mol Phylogenet Evol. 1: 253-269.
98. Whiting M, Carpenter JC, Wheeler QD, Wheeler WC. 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. Syst Biol. 46: 1-68.
99. Wiegmann BM. 1994. The earliest radiation of the Lepidoptera: evidence from 18S rDNA. PhD tesis. University Maryland. EE. UU.
100. Wilkerson RC, Parsons TJ, Albright DG, Klein TA, Braun MJ. 1993. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers readily distinguish cryptic mosquito species (Diptera: Culicidae: *Anopheles*). Insect Mol Biol. 1: 205-211.
101. Wilkerson RC, Reinert JF, Li C. 2004. Ribosomal DNA ITS2 sequences differentiate six species in the *Anopheles crucians* complex (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 41: 392-401.
102. Williams JG, Kubelik AR, Livak KJ, Rafalski JA, Tingey SV. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Res. 18: 6531-6535.
103. Zane L, Bargelloni L, Patarnello T. 2002. Strategies for microsatellite isolation: a review. Mol Ecol. 11: 1-16.
104. Zavortink TJ. 1974. The status of taxonomy of mosquitoes by the use of morphological characters. Mosquito Systematics. 6: 130-133.

Foto: Larva de *Psorophora* (*Psorophora*) *ciliata*
Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 2

DISTRIBUCIÓN

Coordinadora

Marina **Stein**

En esta sección se hace referencia a la importancia del uso de diferentes herramientas que permiten comprender, conocer y/o predecir, la distribución temporal y espacial de las especies de mosquitos, como así también sus procesos de colonización y/o extinción. Estas herramientas trabajan con diferentes escalas. A escala micro (molecular o de individuos) puede emplear técnicas moleculares utilizadas para los estudios filogeográficos, que usan marcadores de herencia citoplasmática no mendeliana, como el DNA mitocondrial (DNAmt) o bien marcadores nucleares; asimismo los estudios de morfometría geométrica que evalúan las desviaciones de forma y tamaño en la simetría bilateral de diferentes estructuras a nivel de individuo, permitiendo detectar variaciones geográficas de las poblaciones de una especie a nivel local y regional. Se mencionan también las herramientas como los modelos estadísticos y/o matemáticos predictivos en cuanto a la distribución de hábitats potenciales de las especies y/o distribución temporal, que se nutren de los datos ambientales tomados a partir de imágenes satelitales, datos en terreno de la presencia y/o abundancia de especies, datos bioclimáticos de estaciones meteorológicas locales y la aplicación de sistemas de información geográfica.

En el capítulo 4 se presenta el estado actual de distribución de las 242 especies citadas para Argentina, se destacan las áreas de mayor diversidad, se mencionan algunos factores naturales y antrópicos que pudieran estar causando cambios en su distribución y se plantea la necesidad de una revisión o nuevos enfoques para los estudios de distribución de las especies de mosquitos que contemplen las ecorregiones como unidad de análisis.

En el capítulo 5 se mencionan los avances en el uso de la información espacial al estudio de la distribución potencial de especies vectores en Argentina apuntando a identificar zonas de mayor o menor riesgo para la transmisión de los virus.

En los capítulos 6 y 7 de esta sección se presentan los resultados obtenidos del estudio sobre estructura genética y patrón filogeográfico de *Aedes aegypti* de Argentina, y resultados de la aplicación de la morfometría geométrica para poblaciones de *Ae. aegypti* y *Aedes albifasciatus* permitiendo diferenciar fenotipos provenientes de diferentes localidades del país.

Distribución Geográfica de Culicidae de Argentina

Marina **Stein**[1]
Gustavo C. **Rossi**[2]
Walter R. **Almirón**[3]

[1] Área de Entomología. Instituto de Medicina Regional. Universidad Nacional del Nordeste y CONICET. Resistencia, Chaco.
[2]Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), CCT La Plata (CONICET), Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires.
[3]Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET, Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC), FCEFyN. Córdoba, Córdoba.

marinastein66@gmail.com
gustavo@cepave.edu.ar
wralmiron@unc.edu.ar

Fundamentos y revisión de la temática

La vida animal se distribuye ampliamente por todo el globo, y tal distribución es el resultado de una larga historia evolutiva. Explicar cómo las diferentes especies se distribuyen en el espacio y tiempo sobre nuestro planeta es en parte la tarea de la biogeografía. Conocer el área de distribución de una especie es uno de los aspectos más importantes para esta disciplina y se refiere al área habitada por una especie o la superficie que encierra el conjunto de localidades donde las poblaciones de una especie han sido observadas y registradas. Puede caracterizarse en términos de su tamaño, su ubicación geográfica y su continuidad. En una determinada área geográfica, estas localidades se expresan como puntos en un mapa. No obstante, un mapa con la distribución de una especie nos brinda únicamente una imagen fija de la misma en el tiempo. Pero un área de distribución es aquella fracción del espacio geográfico donde una especie está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosistema. De allí que hay que tener en cuenta que las especies no permanecen fijas en una sola área en virtud de su reproducción y de otros factores que pueden causar que su distribución aumente o se reduzca. Entre ellos las condiciones ambientales como la temperatura, la humedad y la luz son algunos componentes climáticos que pueden resultar determinantes en la distribución y supervivencia de las especies tanto a escala regional como local. Dependiendo de su historia y de sus capacidades de dispersión, las especies pueden ocupar grandes extensiones de territorio o estar restringidas a pequeñas regiones. El tamaño del área de distribución puede ser muy grande, podemos hablar de especies cosmopolitas, o restringidas o un área específica que puede ser un continente, o una región geográfica y hablamos de especies endémicas porque su presencia es exclusiva de un territorio geográfico.

Entre los factores que se han asociado a los cambios de distribución de las especies, de insectos en general y de mosquitos en particular, podemos mencionar: los factores climáticos, la modificación del ambiente por acción del hombre con fines productivos, el transporte, las actividades comerciales y las conductas humanas. Entre estos últimos, los intervalos térmicos, de humedad, lluvias y radiación, relacionados con la fenología (ritmos internos) y fisiología de los insectos, son de gran importancia. Como consecuencia del aumento de la temperatura y la variación en la frecuencia y cantidad de precipitaciones, asociadas al cambio climático, o a fenómenos como el Niño o la Niña, numerosas especies podrían ver modificado su hábitat, aumentando o disminuyendo su distribución. Aunque cada especie responde de manera individual a dicho cambio, los ciclos biológicos de los mosquitos son muy sensibles a estas variaciones. Por otro lado, el hombre y sus actividades han influido y siguen influyendo para modificar la distribución geográfica y la supervivencia de las especies animales, modificando constantemente las áreas de distribución de las especies, creando y destruyendo hábitats, estableciendo barreras y corredores y transportando accidental o voluntariamente a las especies a nuevos lugares. Esto se da por ejemplo en algunas especies adaptadas a vivir en ambientes urbanos, que utilizan hábitats artificiales como sitio de cría (recipientes, neumáticos de automotores, etc.). Esto además favorece la dispersión pasiva de los huevos, esos recipientes son transportados, ya sea por vía marítima, terrestre o aérea, a otras regiones. Es el caso del ingreso de *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* proveniente de África y Asia respec-

tivamente en América, lugar donde hallaron condiciones ambientales propicias para su reproducción (OPS, 1987). Por otro lado, se adaptaron a vivir asociados a ambientes fitotélmicos propios de la región semejantes a los que utilizaran en sus lugares de orígenes.

Situación en Argentina

Actualmente en Argentina están citadas 242 especies de mosquitos (Rossi, 2015), correspondientes a 17 géneros (Tabla 1). Como era de esperar (respondiendo posiblemente a una mayor oferta de hábitats), la mayor diversidad va en aumento hacia la zona subtropical, ya que en la región del noreste de Argentina (NEA) se halla representado el 86,47 % del total de las especies, seguida por el noroeste de Argentina (NOA) (45,49 %), Centro (39,75 %), Cuyo (11,88 %) y Patagonia (6,55 %) (Tabla 1). En su revisión bibliográfica, Rossi (2015) encontró especies con una única mención en una localidad, situación que se da para 56 especies (23 %), y especies con registros en más de 200 localidades. Se conocen especies que no han sido halladas desde su primer y única aparición, alguna con más de 60 años desde su publicación. Por otro lado, se registraron más de 400 hallazgos (en diferentes localidades) para especies de *Anopheles*, las más abundantes y aproximadamente unos 200 para *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus*, especie con la distribución más extensa en el país. El autor citado señaló también una merma en el número de sitios relevados en los últimos años.

Por otro lado, en algunas localidades donde se habían citado especies de importancia sanitaria hace 50 años, no han sido capturadas nuevamente en las últimas décadas. Un ejemplo de ello es *Anopheles darlingi* que hasta principios de la década de los´70, fue citada para diferentes localidades de las provincias de Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones y Santiago del Estero (Bejarano, 1957, 1959, 1972). Algunas investigaciones señalan que los cambios en los ecosistemas templados de la zona meridional de América del Sur, provocados por el cambio climático, permitirían a *An. darlingi* ampliar su hábitat hacia el sur (Burgos *et al*., 1994; Carcavallo y Curto de Casas, 1996). Sin embargo, en el 2002, ésta especie fue citada para la ciudad de Corpus, y su distribución está restringida al norte de la provincia de Misiones (Tricio *et al*., 2002). La última mención sobre registros de esta especie en el país data del año 2006 en la localidad de Bernardo de Irigoyen, provincia de Misiones (D'Oria *et al*., 2010), año en el que se produce un brote de paludismo que registra 65 casos en Puerto Libertad, Puerto Esperanza y Puerto Iguazú, Misiones. La posibilidad de dispersión activa de estas especies está asociada fuertemente a la disponibilidad de criaderos. Algunos autores han observado que especies como *An. darlingi* y *Anopheles albitarsis* podrían volar hasta un kilómetro localizando un nuevo hábitat de oviposición (Forattini, 1962).

Podemos pensar que las modificaciones ambientales realizadas en la selva Paranaense, que originalmente cubría extensas áreas de la provincia de Misiones y de la triple frontera con Brasil y Paraguay, debido a la deforestación para cultivos de especies arbóreas exóticas, agricultura y ganadería, así como la urbanización, habrían afectado la distribución principalmente de *An. darlingi*, no así de otros Anofelinos que siguen siendo detectados y en algunos casos muy abundantes en la región (Ramírez, 2014; Stein *et al*., 2014).

La aplicación de insecticidas y la modificación ambiental pudieron también afectar la distribución de *Anopheles pseudopunctipennis* cuya área de distribución abarcaba las provincias del NOA, incluyendo Córdoba, Formosa, Santa Fé y Santiago del Estero, totalizando 10 provincias (Bejarano, 1957). Si bien no fue eliminado, muy posiblemente hayan permanecido las poblaciones más selváticas, que lograron dispersarse al finalizar estas acciones de control. Solo a partir de los estudios de Dantur Juri *et al*. (2005) y Linares *et al*. (2014), la especie se cita nuevamente para Jujuy, La Rioja, Salta y Tucumán. Dantur Juri *et al*. (2014), analizó el patrón histórico demográfico de *An. pseudopunctipennis* a lo largo de una transecta de 550 km a través de las Yungas, en 12 localidades de Tucumán, Jujuy y Salta, señalando que la especie se ha sometido a un único proceso de colonización, y se encontraría con mayor abundancia en ambientes de borde de selva.

Como se desprende de la Tabla 1, vemos que existen especies con distribuciones más restringidas principalmente pertenecientes a los géneros *Onirion*, *Orthopodomyia*, *Runchomyia*, *Sabethes*, *Shannoniana*, *Wyeomyia*, exclusivas de ambientes selváticos del NEA y/o NOA, con especies adaptadas a hábitats más o menos estables (internudos de cañas, axilas de bromelias, huecos de árboles, u otras fitotelmata), en términos de permanencia de agua, exposición a la luz, presencia de nutrientes, siendo muy sensibles a las modificaciones ambientales causadas por el hombre, a las cuales posiblemente no sobrevivirían. Por otro lado, la temperatura

puede representar una barrera para estas especies que no se encuentran en hábitats similares en climas templados (Albicócco *et al*., 2011; Campos, 2015), datos que también coinciden con el hecho de que no son halladas en épocas frías en áreas subtropicales (Stein *et al*., 2016). Asimismo van quedando restringidas a ambiente silvestres ya que las modificaciones antrópicas pueden ocasionar la eliminación, modificación y/o sustitución de los hábitats de estas especies con la consiguiente pérdida de diversidad y riqueza en los ambientes urbanos (Stein *et al*., 2016). La dispersión de estas especies quedará restringida a los ambientes que ofrezcan estos tipos de hábitats larvales teniendo en cuenta que muchas de ellas son específicas de una especie de fitotelmata (Campos, 2011). Dentro de la misma región *Toxorhynchites cavalierii*, *Uranotaenia lanei*, *Culex* (*Melanoconion*) *bejaranoi* están presentes en una sola provincia.

Otras especies se restringen a las zonas templadas encontrándose en la regiones de Centro, Cuyo y/o Patagonia como *Culex cuyanus*, *Culex riojanus*, *Culex articularis* y *Culex tramazayguesi. Aedes alboapicus*, *Aedes jorgi*, *Aedes synchitus*, *Culex orfilai* que tienen una sola ocurrencia en su localidad tipo. Podemos pensar, aunque se requieren más estudios, que se trataría de endemismos.

Las especies de los géneros *Coquillettidia*, *Mansonia* se asocian principalmente a cuerpos de agua con presencia de vegetación acuática como *Pistia stratiotes*, *Salvinia* spp., siendo más abundantes en la región NEA, dónde estos hábitats son muy frecuentes. El transporte pasivo de las formas inmaduras de estas especies a través de los movimientos de la vegetación como resultado de procesos de inundación periódicos o a través de las corrientes regulares de importantes ríos que comunican el NEA con zonas más templadas como la región Centro, podría constituir una importante vía de dispersión de las mismas. Si observamos la Tabla 1 podemos ver que la mayoría de las especies de los dos géneros arriba citados, se distribuyen principalmente en esas dos regiones. Asimismo, Natal (1981), realiza una revisión bibliográfica de las especies del subgénero *Melanoconion*, y menciona también la asociación con cuerpos de agua con presencia de vegetación acuática flotante y emergente, para las especies como *Culex albinensis*, *Culex bastagarius* y *Culex educator*.

Aedes albifasciatus es la especie que presenta la más amplia distribución en Argentina, única especie citada en Tierra del Fuego, siendo más abundante en las zonas templadas (Ludueña Almeida y Gorla, 1995a; b; Maciá *et al*., 1995), y en la región subtropical se lo detecta principalmente en invierno (Stein *et al*., 2013; 2016). El análisis temporal de frecuencias alélicas de poblaciones de *Ae. albifasciatus* a dos niveles geográficos: a) en diferentes ambientes dentro del ecosistema de Mar Chiquita, donde se observaron muy altas tasas de dispersión y b) en áreas inundables de la provincia de Córdoba que incluyen diversas regiones fitogeográficas, demostró variaciones compatibles con cambios ambientales; dónde las áreas inundables actuarían como transportadores pasivos de larvas. Por otro lado los bajos niveles de flujo génico de la población del sur este de Córdoba con las restantes, guardarían relación con la historia geológica de la región que separó hábitats y áreas de cría de la especie (Gardenal, 2011).

En general las especies del género *Culex* subgénero *Culex* presentan un amplio rango de distribución desde el norte hasta el sur del país. En particular las del complejo *pipiens*, *Culex pipiens pipiens* ocupa las zonas más frías mientras que la subespecie *Cx. pipiens quinquefasciatus* las zonas subtropicales, existiendo en la región Centro formas híbridas (Almirón *et al*., 1995; Gardenal, 2011).

Para las especies *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, cuya dispersión se debe fundamentalmente al hombre se han observado dos escenarios. Para la primera, la expansión en su área de distribución en Argentina, más hacia el sur y al oeste de lo que se registraba en el siglo pasado. Rossi (2015) cita a la especie en todas las regiones, incluida Cuyo y la provincia de Neuquén. La variabilidad genética de las subpoblaciones existentes en Argentina (Gardenal, 2011) y los desplazamientos de isotermas hacia el sur, son algunas de las hipótesis que establecen la posibilidad del establecimiento de la especie en esas nuevas regiones (Burgos *et al*., 1994). Zanotti *et al*. (2015) mencionan el comercio de neumáticos usados como una de las posibles vías de dispersión de *Ae. aegypti* hacia localidades costeras de la provincia de Buenos Aires, donde antes no había sido registrado, sumado a la gran disponibilidad de hábitats que encuentran en cada localidad producto del uso masivo de algunos recipientes, en particular los construidos con plástico.

Estudios de estructura genética de *Ae. aegypti*, en Argentina, pusieron de manifiesto que se han producido introducciones múltiples a partir de subpoblaciones genéticamente diferentes. El análisis filogeográfico de poblaciones de toda el área de distribución de la especie reveló que el haplotipo predominante en el este, noreste y centro de Argentina, lo es también en Brasil y Paraguay, mientras que el predominante en Bolivia se encuentra en alta frecuencia en el NOA, llegando hasta la provincia del Chaco en el NEA. El grado de dispersión de los haplotipos predominantes, siguiendo estas dos vías princi-

pales de colonización, guarda una clara relación con la magnitud del tráfico comercial entre Argentina con Brasil y con Bolivia. En las ciudades de Santiago del Estero, La Rioja y Tucumán se detectaron haplotipos exclusivos que muy probablemente representen relictos de poblaciones antiguas que no fueron completamente erradicadas durante las campañas de control del vector (Gardenal, 2011).

En un segundo escenario, *Ae. albopictus* que fue detectado por primera vez en Argentina en 1998 (Rossi *et al.*, 1999), hasta 2016, solo se la ha registrado en cinco localidades de la provincia de Misiones, en el NEA (Vezzani y Carbajo, 2008). Se ha señalado que la invasión de *Ae. albopictus* en Brasil sucedió por importación de tocones de bambú desde Asia suroriental (OPS, 1987), sin embargo su dispersión, posiblemente haya sido principalmente por el comercio de neumáticos por las principales rutas terrestres del país, llegando hasta Argentina e incluso Uruguay, dónde también fue detectado (Rossi *et al.*, 1999; Rossi y Martinez, 2003). Algunos autores sugieren que ciertos factores ambientales, como la temperatura, la precipitación, la estructura macroscópica del hábitat y la química del agua pueden afectar a esta especie resultando una desventaja competitiva frente a otras bien establecidas y presentes en los mismos hábitats (Juliano *et al.*, 2004), así como también la presencia de especies depredadoras.

Proyecciones y necesidades futuras

El fenómeno meteorológico conocido como El Niño se sigue registrando en el océano Pacífico ecuatorial y resulta en un calentamiento del agua por encima de los valores normales o históricos de temperatura. Este fenómeno que se inició aproximadamente en Abril de 2015, con tendencia a aumentar para el verano 2015/16, y con temperaturas en ascenso con respecto a los valores normales mensuales, son la base para que el Servicio Meteorológico Nacional indique en forma concluyente que: 1) El fenómeno del Niño está presente en el Océano Pacífico ecuatorial; 2) Seguirá estando presente hasta fin del año 2015 y hasta el otoño de 2016, para luego disminuir gradualmente; 3) El océano Atlántico también tiene áreas con temperaturas del agua por encima de lo normal en las costas de Brasil, área que normalmente aporta más humedad a la zona noreste de Argentina. Esto ha ocasionado para Argentina, principalmente en el noreste, la inundación de grandes superficies en sitios antes libres de agua. Posiblemente estas áreas se conviertEn en vehículo de dispersión periódica de especies frente a estos eventos climáticos extraordinarios. Estos fenómenos naturales y otros, producto de la acción humana y su relación con la dispersión de las especies tanto nativas como invasoras, deben ser investigados más en profundidad de manera de conocer efectivamente los mecanismos de dispersión de las especies presentes en Argentina.

Algunas especies suelen vivir en regiones apartadas de difícil acceso para el hombre, por lo que sus hallazgos a veces representan eventos extraordinarios. Otras especies resultado de eventos de diapausa o quiescencia, sólo pueden ser detectadas en períodos muy cortos del año, por lo que se necesitan más estudios longitudinales, diseños de investigación y métodos de muestreo con mayor sensibilidad que permitan conocer endemismos y cambios en la distribución de las especies, en diferentes tipos de hábitats, ambientes y regiones que permitan su detección.

La modificación del hábitat de ciertas especies ha restringido su distribución. En este caso, son necesarios más estudios relacionados con los cambios en la diversidad y distribución de Culicidae como resultado de la intervención o modificación antrópica de los ambientes que han sido alterados significativamente, siendo además, muy difícil hallar lugares absolutamente prístinos.

Hasta el presente se ha presentado la distribución de las especies teniendo en cuenta la división política del país (por provincia), olvidando que la distribución de los seres vivos sobre la tierra es el resultado de procesos evolutivos, y cambios ambientales y climáticos que modifican el paisaje, los ambientes, los ecosistemas, y los biomas. Debemos pensar entonces, en nuevos enfoques relacionados, para los estudios de distribución de las especies de mosquitos, que tengan presente la biogeografía, considerando las ecorregiones como unidades de análisis. Asimismo son necesarios diseños de investigación que permitan conocer las formas en que las especies se dispersan, algo todavía desconocido para las especies nativas. También profundizar en el conocimiento del efecto de los factores bióticos y abióticos que permiten la presencia de determinadas especies de mosquitos, en hábitat o ambiente específicos.

Tabla 1. Distribución de mosquitos presentes en Argentina por región geográfica. NEA: Nordeste argentino; NOA: Noroeste argentino.
■: citado en Darsie y Mitchell (1985); ×: citado en Campos y Maciá (1998); ○: citado en Rossi (2015). *Inc. sed.*: *Incertae sedis*.

Especies	Regiones geográficas																						
	NEA				NOA					Centro					Cuyo				Patagonia				
Ad. (Ady.) squamipennis	■	■	■	■	■	■	■			■	■	■	■										
Ae. (Stg.) aegypti	×	×	o	×	×	×	×	o	o	×	×	×	×	o	o	o	o	o	o				
Ae. (Stg.) albopictus	o																						
Ae. (Grg.) fluviatilis	■	■										o	■										
Ae. (How.) aurivittatus					■																		
Ae. (How.) martinezi					■																		
Ae. (How.) pseudodominicii					■																		
Ae. (How.) vanemdeni					■																		
Ae. (Och.) albifasciatus	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	o	×	×			■	■	■	■	■
Ae. (Och.) crinifer	■	■	■		■	■				■		■											
Ae. (Och.) fulvus	■		■	■	o																		
Ae. (Och.) hastatus	■	■	■		o		o																
Ae. (Och.) jorgi										o													
Ae. (Och.) meprai					■			■															
Ae. (Och.) milleri					■		■			o			■										
Ae. (Och.) nubilus	■																						
Ae. (Och.) oligopistus					■	o																	
Ae. (Och.) patersoni					■		■																
Ae. (Och.) pennai	■	o	o								o												
Ae. (Och.) raymondi							■																
Ae. (Och.) rhyacophilus	o																						
Ae. (Och.) scapularis	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■			×				■			
Ae. (Och.) serratus	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	■				×				■			
Ae. (Och.) stigmaticus		■	■	■	■						■		■										
Ae. (Och.) synchytus	■																						
Ae. (Pro.) alboapicus		■																					
Ae. (Pro.) casali					■	■																	
Ae. (Pro.) terrens	■		■		■	■	■																
An. (Ano.) annulipalpis	o	■	o	o	o					■	■	■				■							
An. (Ano.) apicimacula	■	o			■					■	■												
An. (Ano.) evandroi	o	o	■	■	■						■												
An. (Ano.) fluminensis	■	■			■		■																
An. (Ano.) intermedius												■											
An. (Ano.) maculipes	■	■	■							■	o												
An. (Ano.) mediopunctatus	■	■									■												
An. (Ano.) minor		o								■		■											
An. (Ano.) neomaculipalpus	o	■	■	■	o						■												
An. (Ano.) pseudopunctipennis				■	■	■	■	■	■		■		■		■		■	■					
An. (Ano.) punctimacula	■	o	■		■					■	■												
An. (Ano.) tibiamaculatus	■																						
An. (Ker.) bambusicolus	■																						
An. (Ker.) cruzzi	■																						
An. (Ker.) laneanus	■																						
An. (Nys.) albitarsis	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■		■								
An. (Nys.) antunesi	■																						
An. (Nys.) argyritarsis	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	o	■		■			■					
An. (Nys.) braziliensis	o	o																					

Especies	Regiones geográficas																						
	NEA				NOA					Centro					Cuyo				Patagonia				
An. (*Nys.*) *darlingi*	■	■	■	■	■				■			■											
An. (*Nys.*) *deaneorum*	o	o																					
An. (*Nys.*) *evansae*	■	■	■	■	■	■	■			■	■	■											
An. (*Nys.*) *galvaoi*	o	o	o																				
An. (*Nys.*) *guarani*	o																						
An. (*Nys.*) *lutzii*	■	o																					
An. (*Nys.*) *nigritarsis*	■																						
An. (*Nys.*) *nuneztovari*					o																		
An. (*Nys.*) *oswaldoi*	■	o		■	■	■																	
An. (*Nys.*) *parvus*	■	o																					
An. (*Nys.*) *pictipennis*				■	■																		
An. (*Nys.*) *rangeli*	o					o																	
An. (*Nys.*) *rondoni*	■	■	■	■	■	■	■		o		■	■											
An. (*Nys.*) *strodei*	■	■	■	■	■	■	■			■		■											
An. (*Nys.*) *triannulatus*	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■										
Ch. fajardi	■	■	■	■																			
Cq. (*Rhy.*) *albicosta*		o	o	■			o																
Cq. (*Rhy.*) *albifera*										■													
Cq. (*Rhy.*) *chrysonotum*		■	■							■		■											
Cq. (*Rhy.*) *fasciolata*	o	o	■	■		■	■			■	■												
Cq. (*Rhy.*) *hermanoi*	o	■	■																				
Cq. (*Rhy.*) *juxtamansonia*	o	o				o																	
Cq. (*Rhy.*) *neivai*			■								■												
Cq. (*Rhy.*) *nigricans*	■	■	■	■	■		o						o										
Cq. (*Rhy.*) *shannoni*	o	■	■	■	■							■											
Cq. (*Rhy.*) *venezuelensis*	o	■	■	■		■	■			■	■	■											
Cx. (*Ads.*) *amazonensis*	o	■	■																				
Cx. (*Alm.*) *tramazayguesi*													■		■	■	■			■			
Cx. (*And.*) *canaanensis*	o																						
Cx. (*And.*) *chaguanco*	■				■																		
Cx. (*And.*) *originator*	o																						
Cx. (*Car.*) *soperi*	■																						
Cx. (*Cux.*) *acharistus*	o	o				×	■	o		o			■						■	■	×		
Cx. (*Cux.*) *ameliae*	■																						
Cx. (*Cux.*) *apicinus*	o	o			o	o	■	■		×	■		■	o	■	o	o	o			o	o	
Cx. (*Cux.*) *articularis*																			■	■	o		
Cx. (*Cux.*) *bidens*	■	■	■	■	■	■	o	o		■	■	■	■	o	×								
Cx. (*Cux.*) *brethesi*	■	o			o	o	o		■	■	■	o	o	o	×	×				o	o		
Cx. (*Cux.*) *chidesteri*	×	o	o		■	■	o			■	o	o	o				o	o					
Cx. (*Cux.*) *coronator*	■	■	o	■	■	■	■	■		■		o	o							o	o		
Cx. (*Cux.*) *cuyanus*															■	■	■						
Cx. (*Cux.*) *declarator*	o																						
Cx. (*Cux.*) *dolosus*		■			o	■				■	o	o	■	o	■	■			■	×	×		
Cx. (*Cux.*) *eduardoi*		o	o	o	o					■									o		o	o	
Cx. (*Cux.*) *fernandezi*					■	o																	
Cx. (*Cux.*) *interfor*		×	×			×		o		o	×	o	o	o	o								
Cx. (*Cux.*) *lahillei*		o								×			■	o									
Cx. (*Cux.*) *levicastilloi*	o																						
Cx. (*Cux.*) *maxi*		■	■	o		■	■	o	■	■	■	■	■	o	×								
Cx. (*Cux.*) *mollis*	×	o	o	o		×				×		o	■	o									
Cx. (*Cux.*) Complejo *pipiens*		o								o	o		o	o									
Cx. (*Cux.*) *pipiens*										■		o	■	o	o	×	×	×	■	■	■		

Especies	Regiones geográficas																						
	NEA				NOA					Centro					Cuyo				Patagonia				
Cx. (*Cux.*) *p. molestus*										o													
Cx. (*Cux.*) *quinquefasciatus*	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	×	■	o	×	o		o					
Cx. (*Cux.*) *riojanus*																							
Cx. (*Cux.*) *saltanensis*	■	o	■	■	■	■			o		o		×	o	o		o						
Cx. (*Cux.*) *scheuberi*														o									
Cx. (*Cux.*) *spinosus*	■									■	■		×							■			
Cx. (*Cux.*) *tatoi*	o	o			■	o				o			o										
Cx. (*Cux.*) *usquatus*	o	o		■	■		■																
Cx. (*Cux.*) *usquatissimus*							o																
Cx. (*Mel.*) *albinensis*		■	■	o							o												
Cx. (*Mel.*) *aliciae*	■	o				o																	
Cx. (*Mel.*) *bahiensis*	o																						
Cx. (*Mel.*) *bastagarius*	o	■	■	■																			
Cx. (*Mel.*) *bejaranoi*	■																						
Cx. (*Mel.*) *clarki*	o		■	■						o		o											
Cx. (*Mel.*) *delpontei*	o	■	■	o	o					o	■		×										
Cx. (*Mel.*) *dunni*		■																					
Cx. (*Mel.*) *dureti*	■	■	■																				
Cx. (*Mel.*) *educator*	■		o	×								o	o										
Cx. (*Mel.*) *elevator*				o		■																	
Cx. (*Mel.*) *glyptosalpinx*	o	■	■																				
Cx. (*Mel.*) *idottus*	o	o	■							×													
Cx. (*Mel.*) *inadmirabilis*		o																					
Cx. (*Mel.*) *intrincatus*	■			o						■			■										
Cx. (*Mel.*) *lopesi*	o																						
Cx. (*Mel.*) *lucifugus*	■																						
Cx. (*Mel.*) *martinezi*					■																		
Cx. (*Mel.*) *misionensis*	■																						
Cx. (*Mel.*) *ocossa*		■	■																				
Cx. (*Mel.*) *oedipus*	×	■	o				o			■	■												
Cx. (*Mel.*) *orfilai*	■																						
Cx. (*Mel.*) *pavlovskyi*	■	■																					
Cx. (*Mel.*) *pedroi*	o	■	■		o																		
Cx. (*Mel.*) *pilosus*	■	■	■	×						o	■		■										
Cx. (*Mel.*) *plectoporpe*	o	o	■																				
Cx. (*Mel.*) *rabelloi*	o	o																					
Cx. (*Mel.*) *ribeirensis*	o																						
Cx. (*Mel.*) *rooti*	■		o																				
Cx. (*Mel.*) *serratimarge*	■	o	o	o																			
Cx. (*Mel.*) *taeniopus*	■	■		×																			
Cx. (*Mel.*) *theobaldi*	o	■	o																				
Cx. (*Mel.*) *vaxus*	o	o										o											
Cx. (*Mcx.*) *davisi*		■	o																				
Cx. (*Mcx.*) *imitator*	■	■	■	■	o	■				×	■												
Cx. (*Mcx.*) *neglectus*	o																						
Cx. (*Mcx.*) *pleuristriatus*	o																						
Cx. (*Phc.*) *airozai*	×																						
Cx. (*Phc.*) *corniger*	o																						
Cx. (*Phy.*) *castroi*	o	o								■		o								o			
Cx. (*Phy.*) *hepperi*										■			×										
Cx. (*Phy.*) *renatoi*	■	o								■	o	o											
Hg. (*Con.*) *leucocelaenus*	■	■	■	■	■	■	■			×													

Especies	Regiones geográficas																						
	NEA				NOA					Centro					Cuyo				Patagonia				
Hg. (*Hag.*) *janthinomys*					■	■	■	■															
Hg. (*Hag.*) *spegazzini*	o	■	■	■	■	■	■	■	■		■		■			×		■					
Hg. (*Hag.*) *capricornii*	■	■			■																		
Is. espini	■																						
Is. paranensis	■	■																					
Li. durhamii	■	o	■	■	o		■			o													
Lu. (*Lut.*) *bigoti*	■			■	■		■																
Ma. (*Man.*) *flaveola*	o	■	■							■	■												
Ma. (*Man.*) *humeralis*	o	■	■	■	■		o			■	■	■	o										
Ma. (*Man.*) *indubitans*	■	■	■	■	■					■	■	■	■										
Ma (*Man.*) *pseudotitillans*	■	■	■	■	■					■	■	■											
Ma. (*Man.*) *titillans*	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■										
On. brucei	o																						
On. personatum	o																						
Or. fascipes	o																						
Or. peytoni	o																			o			
Or. sampaioi	■																						
Ps. (*Gra.*) *cingulata*	■	■	■	×						■	■	■		o	×								
Ps. (*Gra.*) *confinnis*	■	■	■	■	■	■			■	■	■	■	■										
Ps. (*Gra.*) *dimidiata*	o	■	■	■	■						■		■		×	×							
Ps. (*Gra.*) *paulli*	×	■	■	■	■		■		■		■		■										
Ps. (*Gra.*) *varinervis*	■	■	■	■	■	■			■	■	■	■	×										
Ps. (*Gra.*) *albigenu*	■	o		■	o		o		■	■	o	o	o										
Ps. (*Jan.*) *albipes*	■	■	■	■	■	■	■			■	■		×										
Ps. (*Jan.*) *cyanescens*		■	■	■	■	■		■	■	■	■	o	■		×	×							
Ps. (*Jan.*) *discrucians*	■	■	■	■	■	■				■	■	■	■	o		×							
Ps. (*Jan.*) *ferox*	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■										
Ps. (*Jan.*) *lutzii*	■																						
Ps. (*Pso.*) *ciliata*	■	■	■	■	■	■	■		■	■	■	■	■	o	×								
Ps. (*Pso.*) *cilipes*	■														o								
Ps. (*Pso.*) *holmbergi*	■	■	■	■						■	■	■	■										
Ps. (*Pso.*) *ochripes*										■													
Ps. (*Pso.*) *pallescens*		■	■	■	■		o		■	■	■	■	■		×								
Ps. (*Pso.*) *saeva*	■		■	■	■																		
Ru. (*Run.*) *frontosa*	■																						
Ru. (*Run.*) *reversa*	■																						
Sa. (*Dav.*) *petrocchiae*	■			■		■	■																
Sa. (*Pey.*) *identicus*	■	o			■																		
Sa. (*Pey.*) *soperi*	■																						
Sa. (*Pey.*) *undosus*	■		o																				
Sa. (*Pey.*) *aurescens*	■																						
Sa. (*Sab.*) *albiprivus*	■	■			■		■																
Sa. (*Sab.*)*belisarioi*	■																						
Sa. (*Sab.*)*cyaneus*	■																						
Sa. (*Pey.*) *purpureus*	■				o																		
Sa. (*Sbn.*) *intermedius*	■																						
Sa. (*Sbn.*) *melanonymphe*	■		o																				
Sa. (*Sbo.*) *chloropterus*	■				■						o												
Sh. fluviatilis	■																						
Tx. (*Ank.*) *purpureus*	■	o																					
Tx. (*Lyn.*) *bambusicola*	■																						
Tx. (*Lyn.*) *cavallierii*	■																						

Especies	Regiones geográficas																						
	NEA				NOA					Centro					Cuyo				Patagonia				
Tx. (Lyn.) guadeloupensis	o	o			■	■	■	■															
Tx. (Lyn.) h. separatus	o		■	■	o																		
Tx. (Lyn.) solstitialis	■																						
Tx. (Lyn.) theobaldi	■		o	o	■					×													
Tr. castroi	■																						
Tr. compressum	■																						
Tr. obscurum	■																						
Tr. pallidiventer	■																						
Tr. simile	■																						
Ur. (Ura.) apicalis	o	■	■	■						■	■		×										
Ur. (Ura.) davisi	o			■																			
Ur. (Ura.) ditaenionota	■				■																		
Ur. (Ura.) geometrica	■	■	■							■		×											
Ur. (Ura.) lanei			o	■																			
Ur. (Ura.) leucoptera	o	o			o																		
Ur. (Ura.) lowii	■	■	■	■	×		■		■	■	o	o	■										
Ur. (Ura.) nataliae	o	■	o	■	o		■			■		■	■										
Ur. (Ura.) pulcherrima	■	■	■	■	■	■				■	■	■	■										
Wy. serratoria inc. sed.	■																						
Wy. (Den.) luteoventralis	■	■																					
Wy. (Men.) leucostigma	■	■				■	■		■	■	o	■	×										
Wy. (Mia.) codiocampa	■																						
Wy. (Mia.) limai	■																						
Wy. (Mia.) lutzi	■																						
Wy. (Mia.) oblita	■				o	o																	
Wy. (Mia.) sabethea	■																						
Wy. (Mia.) serrata	■																						
Wy. (Nuz.) lateralis					■	■	■																
Wy. (Pho.) flabellata	■																						
Wy. (Pho.) fuscipes	o																						
Wy. (Pho.) muehlensi	■	■	■	■							■												
Wy. (Pho.) pilicauda	■																						
Wy. (Pho.) quasilongirostris	■																						
Wy. (Pho.) tripartita		■	■																				
Wy. (Pho.) diabolica	■		o																				
Wy. (Spi.) mystes	■																						
Wy. (Tra.) aporonoma	■																						
Wy. (Wyo.) arthrostigma					■																		
Wy. (Wyo.) medioalbipes	o																						
Wy. melanocephala inc. sed.	o		o		■		■																

Bibliografía

1. Albicócco AP, Carbajo AE, Vezzani D. 2011. Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. J Vect Ecol. 36: 437-446.
2. Almirón WR, Humeres SG, Gardenal CN. 1995. Distribution and hybridization between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 469-473.
3. Bejarano JFR. 1957. Distribución geográfica de Anophelini de la República Argentina. Rev Sanid Militar Argent. 56: 307-348.
4. Bejarano JFR. 1959 (1960). *Anopheles* de la República Argentina y su relación con el Paludismo. I Jor Entomoepidem Arg. 1: 305-329.
5. Bejarano JFR. 1972. Fluctuación corológica de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *darlingi* Root, 1926 (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 34: 11–18.
6. Burgos JJ, Curto de Casas SI, Carcavallo RU, Galíndez Girón I. 1994. Global climate change influence in the distribution of some pathogenic complexes (Malaria and Chagas disease) in Argentina. Entom Vect. 1: 69-78.
7. Campos RE, Maciá A. 1998. Culicidae. En: Morrone JJ, Coscarón S, eds. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones SUR. La Plata. Argentina. pp. 291-303.
8. Campos RE, Spinelli G, Mogi M. 2011. Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones Province, subtropical Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 70: 111-118.
9. Campos RE. 2015. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. J Nat Hist. Disponible en: http://dx.doi.org.10.1080/00222933.2015.1091097.
10. Carcavallo RU, Curto de Casas SI. 1996. Some health impacts of global warming in South America: vector-borne diseases. J Epidemiol. 6:153-157.
11. Dantur Juri MJ, Zaidemberg M, Almirón WR. 2005. Distribución espacial de A*nopheles pseudopunctipennis* en las Yungas de Salta, Argentina. Rev Saúde Pública. 39: 565-570.
12. Dantur Juri MJ, Galante GB, Zaidenberg M, Almirón WR, Claps GL, Santana M. 2014. Longitudinal study of the species composition and spatio-temporal abundance of *Anopheles* larvae in a Malaria risk area in Argentina. Fla Entomol. 97: 1167-1181.
13. D'Oria J, Marti D, Rossi GC. 2010. Culicidae, province of Misiones, norheastern Argentina. Check List. 6: 176-179.
14. Forattini OP. 1962. Entomología Médica. Vol. I. Parte general, Diptera, Anophelini. Fac. Hig. 1a ed. Saude Publ. Dep. Parasitol, Sao Paulo, 622 pp.
15. Gardenal CN. 2011. Desde la Genética de Poblaciones, aportes al conocimiento de la historia natural de algunas zoonosis. J. Basic Appl Genet. 22: 1-6.
16. Juliano SA, Lounibos LP, O'Meara GF. 2004. A field test for competitive effects of *Aedes albopictus* on *A. aegypti* in South Florida: differences between sites of coexistence and exclusion?. Oecologia. 139: 583-593.
17. Linares MA, Zamar MI, Almirón WR. 2014. Diversidad de mosquitos (Diptera: Culicidae) en zonas periféricas de San Salvador de Jujuy. IX Jornadas Regionales sobre Mosquitos. 5 y 6 de septiembre. Resistencia. Chaco. Argentina. pp. 16-18.
18. Ludueña Almeida FF, Gorla DE. 1995a. Daily pattern of flight activity of *Aedes albifasciatus* in central Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 639-644.
19. Ludueña Almeida FF, Gorla DE. 1995b. The biology of *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus* Macquart, 1838 (Diptera: Culicidae) in Central Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 463-468.
20. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1995. Bionomía de *Aedes albifasciatus* y *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Buenos Aires. Neotrópica. 41: 43-50.
21. Natal D. 1981. Importancia epidemiológica de *Culex* do subgénero *Melanoconion* (Diptera: Culicidae). Tesis de maestría en saúde pública. Departamento de Epidemiología. Faculdade de Saúde Pública da Universidade de São Paulo, Brasil, 89 pp.
22. OPS. 1987. *Aedes albopictus* en las Américas. Bol Of Sanit Panam. 102: 624-633.
23. Ramírez PG. 2014. Bioecología de mosquitos *Anopheles* (Diptera: Culicidae) en Puerto Iguazú, Misiones (Argentina). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensura. Universidad Nacional del Nordeste, 190 pp.
24. Rossi GC, Pascual NT, Krsticevic FJ. 1999. First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 15: 422.
25. Rossi GC, Martínez M. 2003. Mosquitos (Diptera: Culicidae) del Uruguay. Entomol Vect. 10: 469-78.
26. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1712.
27. Stein M, Zalazar L, Willener JA, Ludueña Almeida F, Almirón WR. 2013. Host preference of Culicidae (Diptera) in three different environments in Chaco province, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 108: 563-571.
28. Stein M, Kuruc JA, Zaidenberg M, Montero M, Oria GI, De Luca G, Ramírez PG, Fattore G, Dantur Juri MJ, Benitez CA, Salina Rosa FL, Torales E, Vallejos G y Coto H. 2014. Vigilancia entomológica y epidemiológica de Malaria en Misiones, Argentina. IX Jornadas Regionales sobre Mosquitos. 4 y 5 de septiembre. Instituto de Medicina Regional. UNNE. Resistencia. Chaco. pp. 68- 69.
29. Stein M, Santana M, Galindo LM, Etchepare E, Willener JA, Almirón WR. 2016. Culicidae (Diptera) community structure, spatial and temporal distribution in three environments of the province of Chaco, Argentina. Acta Trop. 156: 57-67.
30. Tricio A, Morawicki PM, Fernández Díaz CI, Krsticevic F, Araki S. 2002. Monitoreo de dípteros vectores hematófagos en el área de influencia de la represa Yaciretá. Período febrero 2000 - enero 2001. Actualiz Artropod Sanit Arg. RAVE, Serie Enfermedades Transmisibles. Publicación Monográfica. 2: 173-83.
31. Vezzani D, Carbajo A. 2008. *Aedes aegypti, Aedes albopictus,* and dengue in Argentina: Current knowledge and future directions. Mem Inst Oswaldo Cruz. 103: 66-74.
32. Zanotti G, De Majo MS, Alem I, Schweigmann N, Campos RE, Fisher S. 2005. New records of *Aedes aegypti* at the southern limit of its distribution in Buenos Aires province, Argentina. J Vect Ecol. 40: 408-411.

Modelos predictivos de distribución espacial y temporal de mosquitos

Elizabet **Estallo**

Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba, CONICET, Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC), FCEFyN. Córdoba, Córdoba.

eelizabet@gmail.com

Los mosquitos forman parte de los ecosistemas, por lo que cambios a nivel del ambiente generarán cambios a nivel de su distribución y abundancia. Las condiciones ambientales ejercen un importante efecto sobre las poblaciones, influyendo significativamente en su desarrollo y supervivencia. La temperatura influye tanto la tasa de desarrollo de los diferentes estados de los individuos como también la tasa de supervivencia. La humedad relativa afecta la mortalidad de los adultos mientras que la presencia de agua es un factor importante para la oviposición, eclosión de los huevos y el desarrollo de larvas y pupas.

El estudio de la relación entre las especies y su ambiente ha sido el eje central de la ecología. Muchas son las tecnologías disponibles en la actualidad que permiten el desarrollo de modelos predictivos en cuanto a la distribución de hábitats potenciales de las especies. Se cuenta con una amplia gama de modelos estadísticos, sumado al desarrollo y aplicación de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y disponibilidad de datos ambientales tomados a partir de Imágenes Satelitales, y estaciones meteorológicas. De esta forma se ha visto facilitado el desarrollo y simulación de modelos tanto espaciales como temporales. Un modelo predictivo de distribución espacial parte de datos reales georreferenciados de presencia de una especie y de información sobre el ambiente, para luego hacer predicciones de áreas o regiones potencialmente idóneas para su ocurrencia. Por otro lado, los modelos predictivos de distribución temporal, buscan obtener una aproximación a las fluctuaciones en el tiempo de la abundancia de las diferentes especies.

Tomando en cuenta que los modelos son una representación parcial de la realidad, los modelos de distribución espacial o geográfica de las especies conocidos como modelos SDM ("Species distribution model") pueden ser desarrollados a escalas locales o a escalas regionales. Los datos sobre la distribución (espacial o temporal) conocidos del organismo se asocian matemática o estadísticamente con diferentes variables independientes que describen y caracterizan el ambiente. El resultado de este tipo de modelos son mapas de predicción que permitirían identificar áreas de alta actividad del vector en una ciudad o potenciales áreas donde podría estar presente la especie objeto de estudio, siempre en función de sus características ambientales. A una escala local genera herramientas de apoyo para la planificación y la organización de un eficiente control vectorial en una ciudad (ej. Khatchikian *et al;* 2010, Estallo *et al;* 2013, Espinosa *et al;* 2016) donde se contaría con una herramienta que permitiría a organismos públicos de gestión y toma de decisiones, optimizar recursos, al establecer zonas prioritarias para el manejo integrado de vectores (MIV), tal como lo recomienda la Organización Panamericana de la Salud.

Los modelos de distribución se aplican desde hace más de 50 años en el estudio de diversas especies. Muchos son los ejemplos de este tipo de modelos, que difieren en los algoritmos que adoptan y en el tipo de datos que utilizan. Así, encontramos modelos que se valen de registros de presencia de especies (como por ejemplo: modelos logísticos, Bioclim, DOMAIN) y los que se valen de registros de la abundancia relativa de las especies, que incluye varios tipos de modelos de regresión (Guisan y Zimmermann, 2000). El método Bioclim es el más simple (por su facilidad de construcción y visualización), adopta algoritmos de tipo "sobre" o "envuelta" (del Inglés "envelop"): parte de una base de datos de registros de presencia de la especie y de un conjunto de variables ambientales (generalmente climáticas) para construir perfiles de hábitat adecuado en base a los valores límites registrados de cada variable en "sobres" (rectángulos) que progresivamente incluyen una menor proporción de puntos de ocurrencia. Este método tiende a sobre predecir la distribución. Por otro lado, encontramos los modelos DOMAIN, que son una mejora respecto a Bioclim ya que sus algoritmos tienen en cuenta índices de similitud (distancias de Gower) para comparar las condiciones de sitios de presencia conocida de la especie con otros sitios no conocidos.

En los últimos años, se han utilizado modelos de nicho ecológico como los GARP (*Genetic Algo-*

rithm for Rule-set Prediction), que se vale de la combinación de cuatro algoritmos para comparar las condiciones de los sitios de presencia conocida con otros sitios. Estos han sido aplicados en predicción de riesgo de *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Bendict *et al*., 2007), distribución de especies del género *Anopheles* (Fuller *et al*., 2012), de *Culex pipiens* en África (Conley *et al*., 2014) o para *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* en México (Candelario-Mejía *et al*., 2015).

Existen muchas otras alternativas que se implementan en SIG, entre los que se encuentran MaxEnt (*maximum entropy*). La elección del método apropiado no debe depender sólo de consideraciones estadísticas, sino también de la utilidad de los modelos en función de los objetivos de estudio. Los modelos de distribución espacial o geográfica de las especies, además de ser una herramienta de predicción potencial, pueden ser de utilidad en el diseño de futuros muestreos destinados a colectar nuevos ejemplares, o para evaluar el posible grado de disminución de las áreas adecuadas para una especie respecto al área de distribución original, por ejemplo por cambios en el uso del suelo o en el ambiente bioclimático (Gill y Lobo, 2012), como así también para explorar la distribución potencial de una especie invasora (Herborg *et al*., 2009).

Los modelos predictivos de distribución temporal permiten proyectar la actividad de las diferentes especies en el tiempo. Esta información resulta útil en el caso de especies de mosquitos vectores para decidir, por ejemplo, durante que semana del año sería apropiado y efectivo aplicar medidas de control vectorial, basándose por ejemplo en la tasa intrínseca de crecimiento del vector (Estallo *et al*., 2011). El conocimiento del ambiente, la dinámica estacional de las diferentes especies, el monitoreo de los datos climático meteorológicos y la vigilancia del vector y seres humanos, aumentan la capacidad de predicción de los programas para la vigilancia de enfermedades.

Si bien la diversidad de técnicas estadísticas disponibles está en crecimiento, los análisis ordinarios de regresión y los modelos lineales generalizados (GLM) son muy populares y usados frecuentemente. Otros métodos incluyen redes neuronales, métodos de clasificación y de ordenación. La selección del tipo de modelo a implementar dependerá en gran medida del origen y comportamiento de los datos.

Los datos ambientales que conformarán el conjunto de variables predictivas de los modelos pueden referirse a datos tomados directamente en terreno (datos climático meteorológicos), o a variables bioclimáticas obtenidas como resultado de una interpolación espacial de datos climáticos provenientes de una serie de estaciones meteorológicas, y que, como en el caso de WordClim (www.worldclim.org/bioclim), pueden estar disponibles como bases de datos abiertas y libres. Worldclim ha permitido un desarrollo exponencial de los trabajos sobre biogeografía, macroecología y cambio climático en los últimos 10 años, permitiendo la descarga de 19 variables climáticas, a diferentes resoluciones espaciales y en diferentes formatos raster (que son formatos SIG, es decir, una matriz de datos georreferenciada). Por otro lado, la caracterización del ambiente también puede ser indirecta, con variables ambientales calculadas a partir de datos extraídos de imágenes satelitales generadas por sensores remotos satelitales.

Teledetección espacial

La teledetección espacial o percepción remota consiste en la adquisición de información cualitativa y cuantitativa de las características físicas de la superficie terrestre, sin estar en contacto directa con ella. Se relaciona frecuentemente con las técnicas de observación de la superficie de la tierra desde satélites en órbita.

Los fundamentos físicos de la teledetección espacial se basan en la medida de la radiación electromagnética emitida o reflejada por los objetos, como respuesta a la incidencia de una radiación natural (luz solar) o artificial (radar). En el primer caso se habla de teledetección pasiva y en el segundo de teledetección activa. La energía electromagnética es un tipo de energía que se transmite por el espacio a través de ondas. Tanto la longitud de onda como la frecuencia permiten clasificar los diferentes tipos de energía electromagnética, recibiendo todos, en conjunto, el nombre de espectro electromagnético. Cada proporción del espectro recibe un nombre de acuerdo al rango de longitud de onda considerada (visible, ultravioleta, infrarrojo…). Para que la observación a partir de sensores remotos sea posible es necesario que entre los objetos y el sensor remoto exista la interacción dada por el flujo de energía que incide sobre el objeto y que éste refleja ya que los sensores remotos perciben el flujo energético que les llega reflejado de las diferentes superficies.

Las fuentes de energía electromagnética utilizadas en teledetección espacial son esencialmente tres, dos de ellas naturales, en estrecha relación con su temperatura, y otra artificial. En

primer lugar tenemos el Sol como la principal fuente de energía natural que utiliza la teledetección, y que funciona como un cuerpo que emite energía de forma continua. La fuerte radiación en el espectro visible lo convierte en fuente natural de radiaciones que son recibidas por otros cuerpos que, a su vez, las reflejan, absorben y transmiten. En segundo lugar, constituye una fuente de energía cualquier cuerpo con una temperatura superior al cero absoluto (0º Kelvin » 273º Centígrados) que emite igualmente radiación electromagnética, con una intensidad y composición espectral muy diferente a la emitida por el sol. Por último, la fuente de energía artificial comúnmente utilizada en teledetección espacial se emplea a través de un sistema de teledetección activo que genera radiación electromagnética de gran longitud de onda (microondas o hiperfrecuencias) para posteriormente registrar su "eco" sobre la superficie terrestre. Este sistema corresponde al RADAR y es de gran utilidad dada la buena penetrabilidad del tipo de energía utilizada a través de las nubes, incluso de cuerpos de gran homogeneidad (las arenas).

Los satélites nos proporcionan información de nuestro ambiente natural, la cual puede ser suministrada en diferentes resoluciones disponibles. Este tipo de datos ambientales nutren los modelos y otorgan variables que permiten predecir la distribución de las especies. La elección de la resolución de los datos obtenidos por sensores remotos es crítica para la decisión del tipo de imágenes a usar conforme al propósito de la investigación que se quiera llevar a cabo. La resolución espacial nos indica el nivel de detalle que ofrece una imagen, determina la superficie terrestre que es representada en un pixel y se mide en metros sobre el terreno. Un pixel (*picture element*) es la menor unidad de la que está compuesta una imagen, representada por una matriz de pixeles. La resolución espectral es el rango de longitudes de onda en los que cada sensor es capaz de captar la energía reflejada. En otras palabras, indica el número y ancho de las bandas espectrales que puede discriminar el sensor. Un sensor será tanto más idóneo cuanto mayor número de bandas proporcione, ya que facilita la caracterización espectral de las distintas cubiertas. La resolución temporal se refiere a la periodicidad con la cual el satélite obtiene las imágenes de la misma porción de la superficie terrestre y por último, la resolución radiométrica se refiere a la sensibilidad del sensor, su capacidad para detectar variaciones en la radiancia espectral que recibe y se expresa en el número de bits que precisa cada elemento de la imagen para ser almacenado. Los detalles respecto a resolución espectral, espacial y temporal de los sensores más utilizados para estudios epidemiológicos y de vectores se describen en la Tabla 1.

Tabla 1. Sensores más utilizados en estudios epidemiológicos y de vectores con sus respectivas características.

			Resolución		
Satélite	Sensor	Modo espectral	Espectral (µm)	Espacial	Temporal
NOAA	AVHRR	Multiespectral	Canal 1. (0,58 – 0,68)	1,1 km	12 horas
			Canal 2. (0,725 – 1,00)		
			Canal 3A. (1,58 – 1,64)		
			Canal 3B. (3,55 – 3,93)		
			Canal 4. (10,30 – 11,30)		
			Canal 5. (11,50 – 12,50)		
Landsat5	TM	Multiespectral	Banda 1. Azul (0,45-0,52)	30 m	16 días
			Banda 2.Verde (0,52-0,60)		
			Banda 3. Rojo (0,63-0,69)		
			Banda 4. Infrarrojo cercano 1 (0,76-0,90)		
			Banda 5. Infrarrojo cercano 2 (1,55-1,75)		
			Banda 7. Infrarrojo medio (2,08-2,35)	120 m	
		Termal	Banda 6. Infrarrojo térmico (10,4-12,5)		
Landsat7	ETM+	Pancromática	Banda 8. Pancromática (0,52 – 0,90)	15 m	
		Multiespectral	Banda 1. Azul (0,45 – 0,52)	30 m	
			Banda 2. Verde (0,53 – 0,61)		
			Banda 3. Roja (0,63 – 0,69)		
			Banda 4. Infrarrojo cercano1 (0,78 – 0,90)		
			Banda 5. Infrarrojo cercano2 (1,55 -1,75)		
		Termal	Banda 7. Infrarrojo medio (2,09 – 2,35)		
			Banda 6 (H y L). Infrarrojo térmico (10,4-12,5)	120 m	

Satélite	Sensor	Modo espectral	Resolución		
			Espectral (µm)	Espacial	Temporal
Landsat 8	OLI	Pancromática	Banda 8. (0,50 – 0,68)	15 m	16 días
			Banda 1. Aerosol costero (0,43 – 0,45)		
		Multiespectral	Banda 2. Azul (0,45 – 0,51)		
			Banda 3. Verde (0,53 – 0,59)		
			Banda 4. Rojo (0,64 – 0,67)		
			Banda 5. Infrarrojo cercano (NIR) (0,85 – 0,88)		
			Banda 6. SWIR 1 (1,57 – 1,65)		
			Banda 7. SWIR 2 (2,11 – 2,29)		
			Banda 9. Cirrus (1,36 – 1,38)		
	TIRS		Banda 10. Infrarrojo térmico 1 (10,60 – 11,19)	100 m	
			Banda 11. Infrarrojo térmico 2 (11,50 – 12,51)	100 m	
SPOT5	HRG2	Pancromática	P. Pancromática (0,48 – 0,71)	2,5 m o 5 m	26 días
		Multiespectral	B1.Verde (0,50 – 0,59)		
			B2. Rojo (0,61 – 0,68)	10 m	
			B3. Infrarrojo cercano (NIR) (0,79 – 0,89)		
			B4. Infrarrojo medio (1.58 – 1,75)	20 m	
TERRA	MODIS	Multiespectral	Canal 1. Visible (0,620 – 0,670)	250 m	1-2 veces al día
			Canal 2. Infrarrojo cercano (0,841 – 0,876)		
			Canal 3. Visible (0,459 – 0,479)		
			Canal 4. Visible (0,545 – 0,565)	500 m	
			Canal 5. Infrarrojo cercano (1,230 – 1,250)		
			Canal 6. Infrarrojo cercano (1,628 – 1,652)		
			Canal 7. Infrarrojo cercano (2,105 – 2,155)		
			Canal 8. Visible (0,405 – 0,420)		
			Canal 9. Visible (0,438 – 0,448)	1 km	
			Canal 10. Visible (0,483 – 0,493)		
			Canal 11. Visible (0,526 – 0,536)		
			Canal 12. Visible (0,546 – 0,556)		
			Canal 13. Visible (0,662 – 0,672)		
			Canal 14. Visible (0,673 – 0,683)		
			Canal 15. Visible (0,743 – 0,753)		
			Canal 16. Infrarrojo cercano (0,862 – 0,877)		
			Canal 17. Infrarrojo cercano (0,890 – 0,920)		
			Canal 18. Infrarrojo cercano (0,931 – 0,941)		
			Canal 19. Infrarrojo cercano (0,915 – 0,965)		
			Canal 20. Infrarrojo mediano (3,660 – 3,840)		
			Canal 21. Infrarrojo mediano (3,929 – 3,989)		
			Canal 22. Infrarrojo mediano (3,929 – 3,989)		
			Canal 23. Infrarrojo mediano (4,020 – 4,080)		
			Canal 24. Infrarrojo mediano (4,433 – 4,498)		
		Termal	Canal 25. Infrarrojo mediano (4,482 – 4,549)		
			Canal 26. Infrarrojo térmico (1,360 – 1,390)		
			Canal 27. Infrarrojo térmico (6,535 – 6,895)		
			Canal 28. Infrarrojo térmico (7,175 – 7,475)		
			Canal 29. Infrarrojo térmico (8,400 – 8,700)		
			Canal 30. Infrarrojo térmico (9,580 – 9,880)		
			Canal 31. Infrarrojo térmico (10,780 – 11,280)		
			Canal 32. Infrarrojo térmico (11,770 – 12,270)		
			Canal 33. Infrarrojo térmico (13,185 – 13,485)		
			Canal 34. Infrarrojo térmico (13,485 – 13,785)		
			Canal 35. Infrarrojo térmico (13,785 – 14,085)		
			Canal 36. Infrarrojo térmico (14,085 – 14,385)		

AVHRR: Advanced Very High Resolution Radiometer.
TM :Tematic Mapper.
ETM+: Enhanced Thematic Mapper Plus.
OLI: Operational Land Imager.
HRG: Haute Résolution Géométrique.
MODIS: Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer.

Uso de información satelital

La información proveniente de sensores remotos satelitales nos proporciona mediciones continuas de la tierra y su ambiente, ofreciendo así una gran capacidad de monitoreo. En cuanto al uso de este tipo de información en el estudio de mosquitos o de las enfermedades derivadas por su intervención como vectores, involucra la caracterización de áreas ecogeográficas donde se encuentran las diferentes especies. Si bien las diferentes especies de mosquitos no pueden observarse directamente con las imágenes satelitales, los datos procedentes de sensores remotos proveen una aproximación que toma en cuenta las relaciones y las interacciones entre diferentes elementos del ecosistema, bajo el supuesto de que la dinámica poblacional es conducida por elementos ambientales tales como la temperatura, la precipitación, la humedad, la vegetación y el uso de la tierra. Particularmente, los sensores remotos proveen de observaciones útiles para el monitoreo de las condiciones ambientales favorables para el éxito reproductivo, desarrollo, dispersión y supervivencia de vectores, principalmente artrópodos y particularmente insectos.

Muchas especies de mosquitos, especialmente en áreas templadas, colocan sus huevos en hábitat acuáticos específicos, que contienen comunidades de plantas características, las cuales pueden ser identificadas fácilmente a través de sensores remotos. Como cualquier conjunto de especies biológicas, las comunidades vegetales muestran heterogeneidad espacial y variabilidad temporal, siendo la más evidente la variación ligada a condiciones climáticas estacionales, definida por la variación de la temperatura, de las lluvias y por ende de la humedad. Por ello, las imágenes satelitales derivadas de sensores remotos pueden proveer información relevante del entorno relacionado a la variación del ambiente (variables meteorológicas y de vegetación). Los índices espectrales de vegetación (IEV) explotan el hecho de que la vegetación saludable tiene una reflectancia baja en el espectro visible (rojo) debido a que los pigmentos fotosintéticos en los tejidos de las plantas absorben la luz en esa longitud de onda y reflejan fuertemente en el infrarrojo cercano (la estructura del mesófilo de las hojas reflejan la radiación en esas longitudes de onda). El Índice Normalizado de Vegetación (NDVI) es el índice espectral de vegetación más usado. Los valores de NDVI se encuentran entre -1 y +1, en la práctica valores entre 0,0 - 0,2 corresponden a suelo desnudo, 0,2 - 0,7 vegetación fotosintéticamente activa y valores negativos indicarían agua. Por lo expuesto con anterioridad, es que los índices de vegetación son usados como indicadores indirectos de la variabilidad climática, donde el NDVI se define como:

$$NDVI = (\rho_{NIR} - \rho_{RED}) / (\rho_{NIR} + \rho_{RED})$$

donde ρ_{RED} es la radiancia del canal rojo cerca de los 0,66 µm y ρ_{NIR} la del canal correspondiente al infrarrojo cercano alrededor de los 0,86 µm. Este índice ha sido usado en numerosas aplicaciones, inclusive en salud y en enfermedades transmitidas por vectores. Este índice se viene aplicando desde hace más de 30 años, para inferir parámetros ecológicos asociados a enfermedades como la Fiebre del valle de Rift (FVR) en Kenya (Linthicum *et al*., 1987), para predecir patrones espaciales y temporales de la población de mosquitos y el riesgo de transmisión de FVR (Pope *et al*., 1992), más recientemente en estudios de ecología de vectores (Dantur Juri *et al*., 2015), en estudios de malaria en África (Ryan *et al*., 2015), y de estructura de comunidades de mosquitos (Ferraguti *et al*., 2016) entre otros. La mayoría de los estudios donde se utiliza el NDVI puntualizan en la vegetación como un recurso necesario para la supervivencia, refugio y desarrollo de los mosquitos adultos. Otro índice no tan utilizado es el $NDWI_{GAO}$. Se trata de un índice sensible al contenido de agua en la vegetación, donde las moléculas líquidas de agua ubicadas en las cubiertas vegetales interactúan con la radiación solar incidente. Este índice es más bien un indicador de humedad que usa dos canales del infrarrojo cercano, uno aproximadamente a los 0,86 µm y el otro a los 1,24 µm y se define como:

$$NDWI_{GAO} = (\rho_{NIR} - \rho_{SWIR}) / (\rho_{NIR} + \rho_{SWIR})$$

donde ρ_{SWIR} es la reflectancia o radiancia en longitud de onda corta del canal del infrarrojo (1,2 – 20,5 µm). Este índice ha sido utilizado para explorar el uso potencial de los sensores remotos en el mapeo y monitoreo de agua en la cubierta de plantas de maíz y soja (Jackson *et al*., 2004). Existe otro NDWI que maximiza la reflectancia del agua al utilizar longitudes de onda del verde. Este último ha sido utilizado para identificar piscinas descuidadas, como posibles sitios de cría de mosquitos (Mc Feeters, 2013):

$$NDWI_{McFeeters} = (\rho_{verde} - \rho_{NIR}) / (\rho_{verde} + \rho_{NIR})$$

Así, las asociaciones entre las variables ambientales derivadas de satélites y los datos de presencia y/o abundancia de los mosquitos son usadas para identificar y caracterizar los diferentes hábitats de estos insectos. Los datos satelitales ofrecen además la posibilidad de medir temperatura de

superficie en áreas espacialmente amplias con resolución suficientemente alta, en vez de usar valores puntuales. Los datos satelitales aportados por las bandas térmicas están directamente vinculados con la temperatura de superficie, la cual se puede obtener a partir de algoritmos que toman en consideración correcciones atmosféricas y de emisividad de los objetos. Variables ambientales tales como tipo y estado de la vegetación, agua superficial, temperatura de la superficie de la tierra y del mar pueden ser identificadas y medidas desde el espacio.

Situación en Argentina

En nuestro país el desarrollo de modelos predictivos de distribución de mosquitos comenzó en los años 90 con estudios en el norte de la provincia de Córdoba, en la zona de la laguna de Mar Chiquita. Allí se estudio el principal vector de encefalitis equina del oeste en Argentina, el mosquito *Aedes albifasciatus* donde se utilizaron datos ambientales derivados de satélites meteorológicos (NOAA - AVHRR). A través de estos estudios se pudo ver el valor informativo contenido en el índice de vegetación (NDVI) calculado con datos de NOAA - AVHRR de 1,1 km de resolución espacial. Las imágenes satelitales utilizadas, a pesar de su baja resolución espacial, presentaban una alta resolución temporal (Tabla 1) lo que resultó útil en la estimación de abundancia larval y consecuentemente en la predicción de adultos con siete días de anterioridad (Gleiser *et al*., 1997; 2002; Gleiser y Gorla, 2007).

En los últimos 10 años la aplicación de información espacial al estudio de mosquitos vectores ha tomado un especial dinamismo. Gracias a la cooperación y el trabajo en conjunto del Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (IIBYT CONICET - Universidad Nacional de Córdoba) con el Ministerio de Salud de la Nación (Coordinación Nacional de Control de Vectores), con el Ministerio de Salud de la Provincia de Córdoba (área epidemiología) y la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE), varios proyectos han y están siendo llevados a cabo.

Estudios de distribución de mosquitos y la aplicación de sensores remotos se extendieron hacia el noroeste argentino, ya que para el año 2005 la problemática del dengue se centraba principalmente en esa zona del país. De esta manera se abordaron estudios sobre el principal vector del virus dengue *Ae. aegypti* y se desarrollaron modelos predictivos de distribución temporal. Algunos de estos modelos basados en variables climáticas meteorológicas permitieron determinar en qué momento del año tomar medidas apropiadas para el control de la población de estos mosquitos vectores al considerar la tasa intrínseca de crecimiento del vector y como la afectaba la temperatura (Estallo *et al*., 2011). Otros modelos desarrollados por Estallo *et al*. (2008, 2012) apuntaron a la utilización de índices normalizados de vegetación (NDVI, $NDWI_{GAO}$) calculados a partir de series temporales de imágenes Landsat 5 y Landsat 7 (Tabla 1), en la predicción de índices aédicos que permitiría predecir el nivel de infestación en el tiempo. Además, se han generado modelos predictivos de distribución espacial o geográfica por medio de la utilización de SIG y la identificación de potenciales criaderos del vector, que apuntaron a identificar las zonas de alto riesgo de transmisión en una ciudad (estratificación de riesgo) aportando así herramientas prácticas para la toma de decisiones (Estallo *et al*., 2013). Por medio de los SIG y la aplicación de modelos de regresión logística se llegó a un mapa de riesgo para la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán, provincia de Salta, el cual fue validado durante el brote de dengue del año 2009 en dicha ciudad (Gil *et al*., 2016), donde los casos se iniciaron y desplazaron en las zonas que habían sido ya descriptas como áreas de mayor probabilidad de ocurrencia del vector. Por otro lado, se han generado modelos predictivos de la fluctuación de la actividad de oviposición del vector caracterizando el ambiente donde éstos se desarrollan (Estallo *et al.*, 2015).

En los últimos cinco años se puede evidenciar un creciente uso de información proveniente de sensores remotos satelitales en el estudio de otras especies de mosquitos vectores, muchos de los cuales apuntan a estudios de distribución así como también caracterización de criaderos como es el caso de *Culex quiquefasciatus* (Sartor, 2010), de la distribución de la comunidad de mosquitos adultos (Bornancini, 2012), estudios de *Cx. quiquefasciatus* y *Culex interfor* comparando diferentes ambientes en base a ejemplares adultos capturados (Gleiser y Zalazar, 2010; Batallan *et al*., 2015) en la ciudad de Córdoba (zona centro de Argentina). Otros estudios han apuntado a conocer más sobre mosquitos de inunda-ción en la costa sur de la laguna de Mar Chiquita (norte de la provincia de Córdoba) donde se utilizó el producto de 10 días de NDVI de SPOT VEGETATION (S10 product) basado en una composición de valores máximos y con resolución espacial de 1 km, para la predicción de las diferentes especies de mosquitos colectados en el área de estu-

dio (Visintin, 2012). Otro sensor muy utilizado es MODIS, a bordo del satélite Terra. Los productos generados por Nasa a partir de imágenes MODIS incluyen productos NDVI y LST a diferentes resoluciones espaciales y temporales, los cuales se encuentran disponibles de manera libre (http://modis.gsfc.nasa.gov/data/). Dichos productos han permitido estimar la fluctuación temporal de huevos de *Ae. aegypti* en la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán por medio del desarrollo de modelos del tipo regresión lineal múltiple (Estallo, 2010), y la distribución de mosquitos adultos del género *Anopheles*, muy importantes por ser vectores de *Plasmodium* causantes de malaria en el norte del país (Dantur Juri *et al*., 2015). Actualmente, al encontrarse disponibles por medio de convenios entre CONICET y CONAE imágenes satelitales de alta resolución espacial como las SPOT 5 HRG1 (10 metros resolución espacial), se han aplicado, por ejemplo, para evaluar las relaciones entre la infestación por larvas de mosquitos de importancia sanitaria y diferentes coberturas del paisaje en la ciudad de Córdoba (Benitez, 2016) y en la ciudad de Tartagal (Espinoza *et al*., 2016). De esta manera, los conocimientos logrados apuntarían al desarrollo de modelos predictivos de distribución de especies vectores aportando así herramientas para su manejo integrado.

Bibliografía

1. Batallán GP, Estallo EL, Flores FS, Sartor P, Contigiani MS, Almirón WR. 2015. St. Louis Encephalitis virus mosquito vectors dynamics in three different environments in relation to remotely sensed environmental conditions. Acta Trop. 146: 53-59.
2. Benedict MQ, Levine RS, Hawley WA, Lounibos LP. 2007. Spread of the Tiger: Global risk of invasion by the mosquito *Aedes albopictus*. Vector borne Zoon Dis. 7: 76-85.
3. Benitez E. 2016. Macroinvertebrados acuáticos colectados en recipientes artificiales en la ciudad de Córdoba y su relación con el grado de urbanización. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Tesina de grado. 75 pp.
4. Bornancini V. 2012. Distribución espacial y temporal de la comunidad de Culicidae (Diptera) en la ciudad de Córdoba y su relación con variables ambientales derivadas de sensores remotos satelitales. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Tesina de grado. 51 pp.
5. Candelario-Mejía G, Rodríguez-Rivas A, Muñoz-Urias A, Ibarra-Montoya JL, Chavéz-Lopez C, Mosso-González C, Cruz-Bastida JM, Rodríguez-García SA. 2015. Estudio ecológico mixto en México de la distribución de *Aedes aegypti*. Implicaciones en las políticas públicas. Rev Medica. 7: 15-19.
6. Carpenter G, Gillison AN, Winter J. 1993. DOMAIN: A flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. Biodivers Conserv. 2: 667-680.
7. Chuvieco E. 2014. Teledetección Ambiental, La observación de la tierra desde el espacio. Editorial Ariel Ciencias (Barcelona España). 608 pp.
8. Conley AK, Fuller DO, Haddad N, Hassan AN, Gad AM, Beier JC. 2014. Modeling the distribution of West Nile and Rift Valley Fever vector *Culex pipiens* in arid and semi-arid regions of the Middle East and North Africa. Parasit Vectors. 7: 289-304.
9. Dantur Juri MJ, Estallo E, Almirón W, Santana M, Sartor P, Lamfri M, Zaidenberg M. 2015. Satellite-derived NDVI, LST, and climatic factors driving the distribution and abundance of *Anopheles* mosquitoes in a former malarious area in northwest Argentina. J. Vector Ecol. 40: 36-45.
10. Espinosa M, Weinberg D, Rotela CH, Abril M, Scavuzzo CM. 2016. Temporal Dynamics and spatial patterns of *Aedes aegypti* breeding sites, Egypt. Malar J. 11:264.
19. Gil JF, Palacios M, Krolewiecki AJ, Cortada P, Flores R, Jaime C, Arias L, Villalpando C, Alberti-Dámato AM, Nasser JR, Aparicio JP. 2016. Spatial spread of dengue in a non-endemic tropical city in northern Argentina. Acta Trop. 158: 24-31.
20. Gill GE, Lobo JM. 2012. El uso de modelos predictivos de distribución para el diseño de muestreos de especies poco conocidas. Mastozool Neotrop. 19: 47-62.
21. Gleiser RM, Gorla DE, Ludueña-Almeida FF. 1997. Monitoring the abundance of *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Macquart 1838) (Diptera: Culicidae) to the south of Mar Chiquita Lake, Central Argentina, with the aid of remote sensing. Ann Trop Med Parasitol. 91: 917-926.
22. Gleiser RM, Gorla DE. 2007. Predicting the spatial distribution of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) abundance with NOAA imagery. Bull Entomol Research. 97: 607-612.
23. Gleiser RM, Schelotto G, Gorla DE. 2002. Spatial pattern of abundance of the mosquito *Ochlerotatus albifasciatus*, in relation to habitat characteristics. Met Vet Entomol. 16: 364-371.
24. Gleiser RM, Zalazar LP. 2010. Distribution of mosquitoes in relation to urban landscape characteristics. Bull Entomol Res. 100: 153-158.
25. Guisan A, Zimmermann NE. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecol Modell. 135: 147-186.
26. Herborg LM, O´Hara P, Therriault T. 2009. Forecasting the potential distribution of the invasive tunicate Didemnum vexillum. J app ecol. 46:64-72.
27. Jackson TJ, Chen D, Cosh M, Li F, Anderson M, Walthall C, Doriaswamy P, Hunt ER. 2004. Vegetation water content mapping using Landsat data derived normalized difference water index for corn and soybeans. Remote Sens Environ. 92: 475-482.
28. Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global landa reas. Int J Clim. 25: 1965-1978.
29. Khatchikian C, Sangermano F, Kendell D, Livdahl T. 2010. Evaluation of species, distribution model algorithms for fine-scale container-breeding mosquito risk prediction. Medical Vet Entomol. 25: 268-275.
30. Linthicum KJ, Bailey CL, Davies FG, Tucker CJ. 1987. Detection of Rift

Valley fever viral activity in Kenya by satellite remote sensing imagery. Science. 235: 1656-1659.
31. Mc Feeters SK. 2013. Using the Normalized Difference Water Index (NDWI) within a geographic information system to detect swimming pools for mosquito abatement: A practical approach. Remote Sens. 5: 3544-3561.
32. Pope KO, Sheffner EJ, Linthicum KJ, Bailey CL, Logan TM, Kasischke ES, Birney K, Njogu AR, Roberts CR. 1992. Identification of central Kenyan Rift Valley fever virus vector habitats with Landsat TM and evaluation of their flooding status with airborne imaging radar. Remote Sens Environ. 40: 185-196.
33. Ryan SJ, Mc Nally A, Johnson LR, Mordecai EA, Ben-Horin T, Paajimans K, Lafferty KD. 2015. Mapping physiological suitability limits for malaria in Africa under climate change. Vector Borne Zoon Dis. 15: 718-725.
34. Sartor PD. 2010. Caracterización de criaderos de *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Córdoba mediante el uso de sensores remotos. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Tesina de grado. 35 pp.
35. Visintin AM. 2012. Estructura y Dinámica de la comunidad de Culicidae (Diptera) del arco sur de la Laguna de Mar Chiquita, Córdoba, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Tesis doctoral. 213 pp.

Reconstrucción de una invasión: pasado y presente de poblaciones de *Aedes (Stegomyia) aegypti* en Argentina

Guillermo **Albrieu-Llinás**[1]
Marina B. **Chiappero**[2]
Juan C. **Rondán Dueñas**[3]
Cristina N. **Gardenal**[2]

[1]Laboratorio de Arbovirus y Arenavirus, Instituto de Virología "Dr. Vanella", Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba (UNC) y CONICET. Córdoba, Córdoba
[2]Instituto de Diversidad y Ecología Animal (IDEA) - CONICET y Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
[3]Unidad de Biología Molecular. Centro de Excelencia en Procesos y Productos de Córdoba (CEPROCOR). Santa María de Punilla, Córdoba.

guillermoalbrieu@gmail.com
marina.chiappero@gmail.com
jrondan@ceprocor.uncor.edu
ngardenal@unc.edu.ar

Estructura genética-poblacional, marcadores moleculares y patrones filogeográficos

Los individuos de cualquier especie raramente se distribuyen en forma homogénea en todo su rango geográfico, en cambio suelen estar agrupados en unidades menores llamadas poblaciones locales o demos. En ecología y epidemiología se llama población a un conjunto de individuos de la misma especie con una agrupación espacial determinada por recursos limitantes, necesarios para la supervivencia, reproducción y desarrollo. La genética de poblaciones agrega otro concepto a la definición, en particular para organismos de reproducción sexuada: en este campo particular, una población se trata de individuos que potencialmente pueden cruzarse entre ellos, dando continuidad en el tiempo al conjunto de genes que la caracteriza. En algunos estudios suele denominarse población a las colecciones o sitios de muestreo, que pueden no coincidir con las poblaciones o subpoblaciones determinadas *a posteriori* de un análisis. Es decir, si los individuos dentro de una colección (ciudad, barrio, etc.) muestran mayor "similitud" genética entre sí (comparten gran parte de sus genes) que con individuos de otras colecciones, entonces dicho conjunto corresponde en realidad a una población genética particular y el especialista planteará hipótesis sobre los procesos que dieron lugar a tal similitud. En este contexto, la genética de poblaciones se ocupa del estudio de la variación genética entre y dentro de poblaciones de una especie, como así también de las fuerzas que actúan para diferenciarlas u homogenizarlas (Black y Tabachnick, 2004).

La frecuencia de los alelos puede modificarse dentro de las poblaciones, de una generación a la siguiente, debido al efecto del muestreo aleatorio de las gametas que aportarán al acervo génico de las sucesivas generaciones. Este proceso recibe el nombre de deriva genética y puede originar pérdida de variabilidad, la cual es mucho más notable en poblaciones pequeñas. Dos casos extremos de deriva genética son los efectos "fundador" y "cuello de botella". En el primero, un grupo reducido de individuos abandona una población original para fundar otra nueva. Bajo esta situación, la deriva genética resulta del muestreo de la población de origen sumado al de una cierta cantidad de generaciones durante las cuales el tamaño de la nueva población permanece reducido. En cambio, el efecto "cuello de botella" se da en poblaciones que atraviesan una reducción drástica en su tamaño; en estos casos pueden incrementarse las fluctuaciones aleatorias en las frecuencias alélicas. Aun cuando las poblaciones puedan recuperar su tamaño original, el efecto de la deriva durante el cuello de botella puede tener impacto a largo plazo, si no ingresan a la población nuevos genes por mutaciones (evento de muy baja probabilidad de ocurrencia) o por incorporación de individuos que migran desde otras poblaciones con diferente composición genética. Este último es otro proceso fundamental en el modelado de la distribución de la variabilidad genética. Se denomina flujo génico y consiste en el intercambio de genes a través de individuos que migran y se reproducen en la población de destino, tendiendo a homogenizarlas genéticamente. La diferenciación genética entre distintas poblaciones es un reflejo del balance entre el flujo génico y la acción de la deriva genética (Templeton, 2006).

Los modelos clásicos de genética de poblaciones, basados principalmente en la estimación de niveles de migración, describen la estructura poblacional de una especie asumiendo que refleja un equilibrio entre la acción de la deriva genética y el flujo génico. Sin embargo, no realizan una distinción entre los procesos históricos (como la expansión del rango de distribución geográfica, la fragmentación y los

cuellos de botella) y procesos actuales (como una colonización reciente y flujo génico entre poblaciones) que dan origen a dicha estructura (Hudson *et al*., 1992). La incorporación de técnicas moleculares y nuevos métodos de análisis de datos al estudio de la estructura geográfica de poblaciones ha facilitado la interpretación de procesos como la migración y la deriva genética, la colonización y la extinción. Además dio lugar al surgimiento de nuevas disciplinas como la filogeografía, es decir el campo de estudio que se ocupa de los principios y procesos que determinan la distribución geográfica de linajes genéticos, especialmente a nivel intraespecífico o entre especies estrechamente emparentadas. Dado que enfatiza los aspectos históricos de la actual distribución de los linajes, la filogeografía puede considerarse como una subdisciplina de la biogeografía histórica, que integra conceptos y técnicas de la genética de poblaciones, demografía, sistemática filogenética, etología y paleontología. Se basa en la coherencia entre la distribución geográfica de estos linajes y sus relaciones genealógicas; de esta manera se pueden determinar los orígenes de los grupos colonizadores y estimar si una invasión fue causada por una o múltiples introducciones en un área (Avise, 2000).

Para establecer genealogías de genes es recomendable el uso de marcadores moleculares o secuencias de DNA que no sufran recombinación genética ya que este proceso, durante el apareamiento de cromosomas homólogos en la meiosis, puede desvirtuar las verdaderas geneologías de las secuencias. Por ello, la mayoría de los estudios filogeográficos utilizan marcadores de herencia citoplasmática no mendeliana, como el DNA mitocondrial (DNAmt) en animales y el DNA cloroplástico en vegetales, o bien marcadores nucleares para los cuales se sabe que no existe recombinación. El uso del DNAmt ha resultado muy ventajoso en estudios poblacionales por varios motivos: 1) los genes mitocondriales se amplifican, en general, más fácilmente que los nucleares mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y en la bibliografía se dispone de numerosas secuencias de cebadores o *primers* conservados (es decir, adecuados para amplificar los mismos genes en una variedad de especies relacionadas filogenéticamente); 2) se heredan de manera clonal y uniparental (a través del linaje materno) y prácticamente no recombinan, lo cual simplifica la interpretación de las relaciones filogenéticas entre diferentes variantes (haplotipos); 3) evolucionan a tasas mayores que los genes nucleares que codifican para proteínas, permitiendo así poner de manifiesto importantes niveles de variabilidad intraespecífica. Sin embargo, el uso de genes mitocondriales tiene algunas desventajas. Debido a que están ligados en el mismo cromosoma, puede argumentarse que no proveen estimaciones filogenéticas independientes, como sí lo hacen los genes nucleares de copia única no ligados (Harrison, 1989). También pueden existir copias nucleares de genes mitocondriales que coamplifican con estos últimos, como pseudogenes o NuMts (sigla en inglés de “segmentos nucleares de DNA mitocondrial”), motivo por el cual hay que tener especial cuidado durante el análisis de secuencias (Hlaing *et al*., 2009). Además, muy ocasionalmente puede ocurrir una mutación en una molécula dentro de una célula germinal, dando origen a una nueva variante mitocondrial; si ésta se mantiene, genera un individuo con dos o más tipos de DNAmt (una original y sus variantes). Este fenómeno, poco frecuente, es conocido como heteroplasmia (Harrison, 1989).

En los estudios filogeográficos se destacan tres objetivos importantes; uno es calcular la divergencia entre las poblaciones. Un segundo objetivo se refiere a establecer las relaciones ancestro-descendiente entre los diferentes linajes detectados. Debido a que en una población pueden coexistir los linajes ancestrales y los derivados, éstos se representan mediante redes que permiten visualizar esas relaciones (Avise, 2000). Un tercer aspecto, que distingue a la filogeografía de otros análisis, se refiere a determinar asociaciones espaciales y temporales entre grupos de haplotipos (haplogrupos) y su distribución geográfica. Por ejemplo, cuando la distribución de una especie sigue un patrón de aislamiento por distancia y el flujo génico entre sus poblaciones es limitado, los haplotipos derivados van a estar localizados dentro de un área geográfica limitada y los antiguos tendrán una distribución amplia. Otro factor importante es la fragmentación de las poblaciones originada por barreras geográficas; en este caso, las poblaciones tendrán distribución alopátrica, es decir, cada haplogrupo ocupará una región diferente. A medida que aumenta el tiempo de separación de los linajes, la longitud de las ramas de la red que une cada haplogrupo va a ser mayor por acumulación de mutaciones. Los patrones también pueden estar determinados por procesos como la expansión de la distribución geográfica de una especie, la colonización y la dispersión a distancia. Cuando estos eventos ocurren, los haplotipos de las poblaciones que originaron la expansión y / o colonización van a tener una distribución geográfica amplia y si los haplotipos que se dispersaron son derivados, los ancestrales presentarán una distribución restringida (Templeton, 2008).

Estructura genética y patrón filogeográfico de *Aedes aegypti* en Argentina

La importancia sanitaria de *Ae. aegypti* demanda la implementación de estrategias de control específicamente diseñadas para cada situación. En este sentido, puede resultar de gran utilidad conocer la estructura poblacional actual de la especie, como así también realizar inferencias sobre su patrón de colonización y su historia demográfica en una región geográfica determinada. En el primer caso hablamos de una "fotografía instantánea" de la estructura de distribución, mientras que en el segundo se busca reconstruir la "película", en un sentido dinámico, que dio lugar al patrón que ahora se observa. Luego de la agresiva campaña de control articulada por la Organización Panamericana de la Salud entre organismos de países americanos, *Ae. aegypti* se consideró completamente erradicado de Argentina en el año 1964 (Ousset *et al*., 1967). Sin embargo, en 1986 se reportó por primera vez la reinfestación de provincias del Noreste (Curto *et al*., 2002) y actualmente la especie se encuentra distribuida con altas densidades poblacionales en la mayoría de las provincias del centro y norte del país (Rossi, 2015). Algunas de las preguntas que surgen ante esta nueva colonización son: ¿Desde dónde llegaron los primeros y los nuevos invasores? ¿Cuán eficiente fue la campaña de erradicación de la especie en nuestro país? En un primer abordaje, pueden plantearse hipótesis sobre la procedencia ancestral de los linajes genéticos que dieron origen a las poblaciones actualmente presentes en nuestra región. En este caso es recomendable utilizar un marcador mitocondrial con tasa de mutación relativamente baja, es decir, que acumule pocos cambios en su secuencia genómica a lo largo del tiempo. Un fragmento de DNA de este tipo puede ser muy útil a la hora de identificar cuáles linajes originarios se encuentran todavía presentes en un territorio bajo estudio. Albrieu-Llinás *et al*. (2011) analizaron secuencias de un fragmento del gen mitocondrial NADH subunidad 4 (ND4) obtenidas a partir de individuos colectados en localidades de Argentina, Bolivia y Uruguay, con el fin de evaluar la correspondencia de estos individuos con diferentes haplogrupos ya identificados en otros sitios de América, Asia y África. En este estudio se encontraron representados en Argentina tres haplotipos, pertenecientes a dos haplogrupos previamente descriptos en muestras de 36 localidades americanas. Uno de ellos está filogenéticamente relacionado con haplotipos antes observados en África Occidental, África Oriental y Asia, mientras que el otro haplogrupo está emparentado con haplotipos encontrados sólo en Senegal (África Occidental). En un estudio posterior basado en secuencias del mismo gen, Moore *et al*. (2013) también observaron que diferentes haplotipos distribuidos en distintas partes del mundo mostraban correspondencia con uno de dos haplogrupos representativos de las dos regiones africanas. En un análisis previo, más abarcativo y utilizando secuencias de diferentes genes mitocondriales, Mousson *et al*. (2005) ya habían abordado la hipótesis de múltiples introducciones de *Ae. aegypti* en América, proponiendo que las poblaciones sudamericanas se habrían establecido a partir de diferentes corrientes fundadoras, dando cuenta de sucesivas olas de colonización. En conjunto, el análisis de este tipo de marcadores refuerza la idea de que en diferentes regiones americanas todavía subsiste parte de la diversidad genética aportada por las primeras invasiones y por otras posteriores, en mayor o menor medida, de acuerdo al grado de éxito local de las campañas de control. En nuestro continente, estas operaciones se discontinuaron durante la década de 1970, muy posiblemente antes de lograr la erradicación de la especie. En consecuencia, las poblaciones actuales podrían resultar, al menos en parte, de la reconstitución demográfica a partir de relictos poblacionales sobrevivientes a la campaña masiva de control. Una hipótesis de este tipo debe abordarse utilizando marcadores genéticos con mayor tasa evolutiva, es decir, que acumulen mutaciones a mayor velocidad y permitan, gracias a esta característica, realizar inferencias a escala espacio-temporal más acotada. En este sentido, Rondan Dueñas *et al*. (2009) realizaron un estudio poblacional analizando el polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción (RFLP) de la región "rica en A+T" del DNA mitocondrial en colecciones de individuos representativas del rango completo de distribución de *Ae. aegypti* en Argentina y algunas localidades de países limítrofes. Los autores identificaron variantes en la región control del DNA mitocondrial, las cuales fueron asociadas a un determinado patrón de distribución espacial. Este estudio permitió identificar tres haplogrupos que podrían corresponder a diferentes introducciones en Sudamérica desde distintos orígenes. Se encontró una mayor variabilidad genética en las poblaciones del Noroeste argentino (NOA) en relación al este y Noreste (NEA); estas dos últimas regiones se caracterizaron por la presencia de unos pocos haplotipos derivados, con amplio rango de distribución geográfica. Este panorama podría reflejar una menor eficiencia de la campaña de control en el NOA, donde la supervivencia de relictos de antiguas poblaciones colonizadoras habría permitido un rápido aumento de densidad poblacional. En cambio, es probable que las poblaciones originales de mosquitos fueran realmente eliminadas del este y del NEA, regiones que habrían sido recolonizadas posteriormente por unos

pocos haplotipos nuevos. Evidentemente, la dispersión activa dependiente de la capacidad de vuelo de estos mosquitos no podría explicar de manera acabada la rápida expansión de *Ae. aegypti* hasta alcanzar en tan corto tiempo una distribución similar a la que mostraba antes de la supuesta erradicación. Los resultados de este estudio permitieron postular que el transporte pasivo de huevos, larvas y mosquitos adultos podría haber permitido, durante años, un flujo génico sostenido entre poblaciones, mediante el aporte constante de individuos a través de rutas comerciales que recorren nuestro país luego de ingresar desde países limítrofes. En este punto resulta oportuno recordar que los huevos de *Ae. aegypti* pueden resistir desecación y temperaturas extremas con sobrevidas de varios meses a un año, característica que permite a estos mosquitos aprovechar el transporte humano para la dispersión a largas distancias.

Esta hipótesis fue retomada en un estudio posterior (Albrieu-Llinás *et al*., 2012), basado ahora en la comparación de secuencias de DNA, lo que permite realizar análisis estrictamente filogeográficos. En este trabajo se demostró la utilidad de un fragmento de 450 pares de bases del gen mitocondrial NADH subunidad 5 (ND5) para estimar el nivel de estructuración genética y reconstruir, además, el patrón de colonización de *Ae. aegypti* en Argentina. En el mapa de la Fig. 1 se muestran la distribución geográfica y las frecuencias relativas de los 14 haplotipos detectados. De manera similar al caso anterior, se observó una mayor diversidad de haplotipos en provincias del NOA, pero ahora también en localidades del NEA, próximas al límite con Paraguay y Brasil. Por otro lado, en las 8 poblaciones del este incluidas en este trabajo, se detectó siempre un único haplotipo 1.

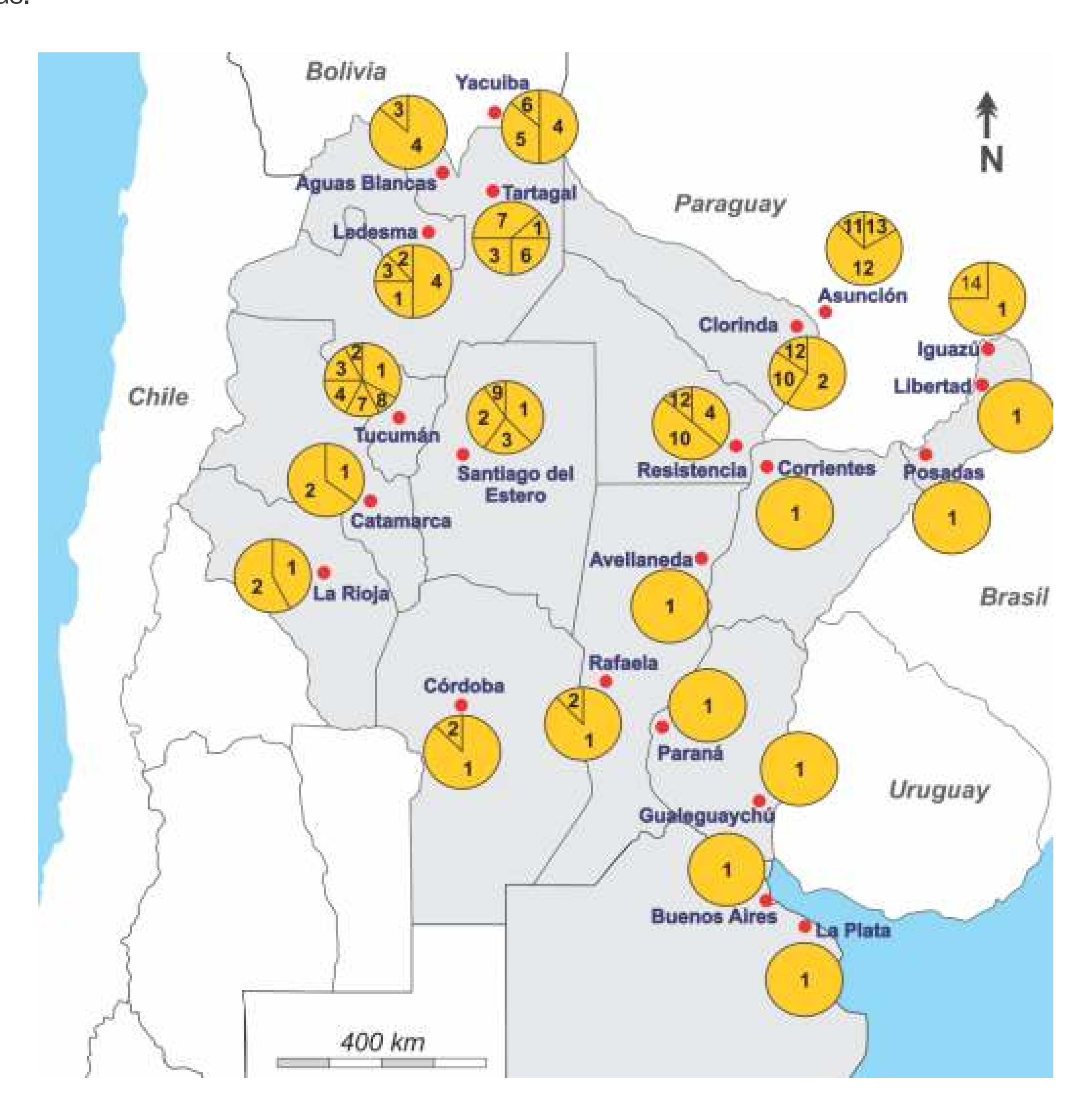


Figura 1. Mapa parcial de Argentina y países vecinos con la distribución y frecuencia de los haplotipos del gen mitocondrial NADH subunidad 5 (ND5) detectados en las localidades analizadas. Cada haplotipo se identifica con un número (1-14) y su frecuencia es proporcional al área asignada dentro de cada círculo.

El análisis filogeográfico mostró que las secuencias obtenidas se agruparon en tres clados o haplogrupos diferentes (Fig. 2). Los haplotipos del NOA y de Bolivia se encuentran hacia un extremo de la red y fueron agrupados en el mismo clado (I), mientras que aquellos del NEA y Paraguay se agruparon en el extremo opuesto (clado III). De acuerdo a Avise (2000), la disposición espacial de estos clados correspondería a una categoría en la que la red filogeográfica presenta discontinuidades entre haplogrupos con distribución alopátrica (geográficamente aislados). Este patrón podría deberse a un intercambio genético histórico reducido entre los haplogrupos, sugiriendo que estas regiones tuvieron historias evolutivas diferentes. La disparidad genética entre los linajes se podría explicar por la acumulación de mutaciones con posterioridad a la separación de las poblaciones y/o al efecto de la divergencia de linajes desde una población ancestral altamente polimórfica. Es común que, por efecto de la deriva genética, aparezcan huecos o *gaps* resultantes de la extinción de los haplotipos intermedios, que acentúan aún más las diferencias entre los grupos. Entonces, la mayor variabilidad genética detectada en el NOA y Bolivia, como así también en el NEA y Paraguay, correspondería a linajes independientes que fueron fragmentados en el pasado durante la campaña extensiva de control, para luego restaurarse a partir de relictos altamente polimórficos. En cambio, la red filogeográfica muestra un panorama diferente para el haplotipo 1, de amplia distribución geográfica hacia el este, con una posición central y varios haplotipos derivados en mucha menor frecuencia, patrón que podría corresponderse con una reciente expansión del rango geográfico de las poblaciones en tiempos relativamente cortos.

Un análisis de "clados anidados" según la metodología propuesta por Templeton (1998) permitió evaluar la asociación geográfica de los haplogrupos definidos y así revelar un origen histórico de la estructura poblacional actual, a pesar de la reciente reinvasión de la especie en el país (poco más de 20 años). Para el clado "I" se infirió una expansión de rango pasada seguida de fragmentación, o extinción en áreas intermedias. Este análisis reflejaría la primera invasión de la especie hacia nuestro país y los efectos de la posterior campaña de control, que habría alcanzado la erradicación local en algunos casos. Para el grupo representado por el clado "II", el patrón inferido fue el de fragmentación o extinción pasada, seguida de colonización a larga distancia. Este resultado es coherente con la alta frecuencia y amplia distribución del haplotipo más conspicuo de este grupo (haplotipo 1) y podría estar indicando una expansión de rango reciente de dicho clado en una vasta región geográfica; los haplotipos 8 y 9 podrían ser diversificaciones recientes del haplotipo 1. Es posible que la campaña de control haya sido más eficiente en esta región, donde la variabilidad genética original fue prácticamente erradicada, lo cual se refleja en la presencia de una única variante genética con un patrón de expansión de rango y colonización de grandes áreas en un período muy corto. De manera consistente, un análisis de correlación entre distancias genéticas y geográficas, tratando por separado poblaciones del NOA-Bolivia y del Este-NEA-Paraguay, permitió detectar un patrón de aislamiento por distancia en el primer grupo, no así en el segundo.

Figura 2. Red de haplotipos basada en el análisis de secuencias de un fragmento del gen mitocondrial NADH subunidad 5 (ND5) de *Aedes aegypti*, obtenida mediante parsimonia estadística. Cada círculo corresponde a un haplotipo (1-14) y su tamaño es proporcional a la frecuencia. Verde: haplotipos predominantes en el Noroeste de Argentina y en Bolivia. Naranja: haplotipos detectados en el Noreste de Argentina y en Paraguay. Amarillo: haplotipo con alta frecuencia en el Centro y Este de Argentina y dos haplotipos derivados. Cada línea representa un paso mutacional y los nodos negros corresponden a haplotipos hipotéticos modelados, no detectados en las poblaciones. Los polígonos celestes delimitan clados o haplogrupos utilizados para el "análisis de clados anidados".

Los resultados de estos estudios refuerzan la hipótesis de transporte pasivo facilitado por el tráfico humano. Este mecanismo explicaría de manera más acabada el hecho de que poblaciones tan distantes a lo largo del este de nuestro país sean genéticamente homogéneas ya que, si hubiera ocurrido una colonización gradual o "a saltos", se observarían mayores niveles de diferenciación local de poblaciones. Así, por ejemplo, Díaz-Nieto *et al*. (2016) estudiaron el origen de las poblaciones de *Ae. aegypti* en un área recientemente colonizada por la especie que comprende localidades cercanas a la Ruta Provincial Nº 2 de la provincia de Buenos Aires (Díaz-Nieto *et al*., 2013). Con la finalidad de determinar el origen de esta dispersión se analizaron los haplotipos del gen mitocondrial ND5 presentes en esta región, los que se compararon con los correspondientes a muestras de otras localidades del país obtenidos por Albrieu-Llinás *et al*. (2012). Los autores concluyeron que la composición de haplotipos de las poblaciones de *Ae. aegypti* del sureste de la provincia de Buenos Aires, sería consecuencia principalmente de transporte pasivo derivados de los movimientos de la población humana de las localidades más cercanas a esta región y, en menor medida por movimientos humanos provenientes del centro y noreste de Argentina.

En concordancia con la idea de una fuerte influencia del transporte pasivo en la dispersión de *Ae. aegypti*, Soliani *et al*. (2010) observaron, utilizando marcadores nucleares, que el tráfico terrestre a través de los puentes sobre el río Uruguay también habría jugado un rol importante en la reinvasión de la especie hacia Uruguay desde localidades fronterizas del este de Argentina. Los individuos analizados de las ciudades uruguayas de Fray Bentos, Mercedes y Treinta y Tres (situadas al sur del país), mostraron una composición genética muy similar a Gualeguaychú, ciudad de Argentina. Esta ciudad está separada de Fray Bentos y de Mercedes por un puente sobre el río Uruguay. En cambio, la localidad de Salto (situada hacia el norte del país, sobre el río Uruguay y el límite con Argentina) presentó una composición genética diferente de las otras localidades uruguayas. Es sabido que el tráfico terrestre turístico y comercial entre ambos países es muy intenso en la zona limítrofe, donde el vector ha sido reconocido como un problema sanitario importante desde hace más de dos décadas (Willat *et al*., 2003). Si bien estos resultados reflejan una marcada estructuración genética de las poblaciones analizadas, en este estudio se demostró ausencia de correlación entre distancias genéticas y geográficas. La falta de un patrón de "aislamiento por distancia" indica que no hay equilibrio entre deriva genética y flujo génico, probablemente debido a que no ha transcurrido tiempo suficiente desde la reintroducción de la especie en el área bajo estudio para que ese equilibrio se alcance. La diferenciación entre poblaciones resultaría, en cambio, de la introducción de individuos desde diferentes poblaciones de países limítrofes.

En síntesis, el uso de distintos marcadores de DNA permite reconstruir el patrón filogeográfico y el nivel de estructuración poblacional de *Ae. aegypti* a diferentes escalas geográficas, como así también inferir procesos demográficos históricos y contemporáneos. Luego de los importantes brotes epidémicos ocurridos en 2009/2010 y 2015/2016, el dengue y otras infecciones virales transmitidas por *Ae. aegypti* (como los virus chikungunya y Zika) se han consolidado como enfermedades emergentes de creciente importancia en nuestra región. La discontinuidad de los programas de control de *Ae. aegypti* luego de su aparente erradicación permitió el mantenimiento de una alta variabilidad genética y niveles importantes de intercambio genético actual entre varias provincias. El éxito de una campaña de control depende, al menos en parte, del grado de conocimiento sobre la estructura demográfica, incluyendo tamaños poblacionales y el nivel de flujo génico entre poblaciones más o menos distantes. Por otro lado, la estimación indirecta basada en el análisis de la distribución de diferentes haplogrupos nos permite identificar los procesos demográficos históricos que determinaron la estructuración actual. Futuros estudios en este campo de investigación deberían estar orientados a análisis similares a diferentes escalas geográficas, incluyendo escalas más finas con el empleo de marcadores moleculares de mayor resolución espacial y temporal, como "microsatélites" de DNA.

Bibliografía

1. Albrieu-Llinás G, Gardenal CN. 2011. Introduction of different lineages of *Aedes aegypti* in Argentina. JAMCA. 27: 429-432.
2. Albrieu-Llinás G, Gardenal CN. 2012. Phylogeography of *Aedes aegypti* in Argentina: long-distance colonization and rapid restoration of fragmented relicts after a continental control campaign. Vector Borne Zoonotic Dis. 12: 254-261.
3. Avise JC. 2000. Phylogeography: the history and formation of species. 1º ed. Cambridge: Harvard
4. Black WC, Tabachnick WJ. 2004. Population genetics of disease vectors. En: Marquardt WC, ed. Biology of disease vectors. 2a ed. Burlington: Elsevier Academic Press. pp. 465-504.
5. Curto SI, Boffi R, Carbajo AE, Plastina R, Schweigmann N. 2002. Reinfestación del territorio argentino por *Aedes aegypti*. Distribución geográfica (1994-1999). En: Actualizaciones en artropodología sanitaria

argentina. Buenos Aires: Fundación Mundo Sano. pp. 127-137.
6. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Perotti MA, Berón CM. 2013. Geographical limits of the southeastern distribution of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) in Argentina. Plos Negl Trop Dis. 7: e196.
7. Díaz-Nieto LM, Chiappero MB, Díaz de Astarloa C, Maciá A, Gardenal CN, Berón CM. 2016. Genetic evidence of expansion by passive transport of *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* in eastern Argentina. Plos Negl Trop Dis. 10: e0004839. 10.1371/journal.pntd.0004839.
8. Harrison RG. 1989. Mitochondrial DNA as a genetic marker in population and evolutionary biology. Trends Ecol Evol. 4: 6-11.
9. Hlaing T, Tun-Lin W, Somboon P, Socheat D, Setha T, Min S, Chang MS, Walton C. 2009. Mitochondrial pseudogenes in the nuclear genome of *Aedes aegypti* mosquitoes: implications for past and future population genetic studies. BMC Genet. 10: 11.
10. Hudson RR, Slatkin M, Maddison WP. 1992. Estimation of levels of gene flow from DNA sequence data. Genet. 132: 583-589.
11. Moore M, Sylla M, Goss L, Burugu MW, Sang R, Kamau LW, Kenya EU, Bosio C, Munoz ML, Sharakova M, Black WC. 2013. Dual African origins of global *Aedes aegypti* .L. Populations revealed by mitochondrial DNA. PloS Neg Trop Dis. 7: e2175.
12. Mousson L, Dauga C, Garrigues T, Schaffner F, Vazeille M, Failloux, A-B. 2005. Phylogeography of *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* (L.) and *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse) (Diptera: Culicidae) based on mitochondrial DNA variations. Genet Res. 86: 1-11.
13. Ousset JH, De Ustarán KJ, Lombardo B. 1967. Erradicación del *Aedes aegypti* en la República Argentina. Segundas Jornadas Entomoepidemiológicas Argentinas. 2: 81-88.
14. Rondan Dueñas JC, Albrieu Llinás G, Panzetta-Duttari GM, Gardenal CN. 2009. Two different routes of colonization of *Aedes aegypti* in Argentina from neighboring countries. J Med Entom. 46: 1344-1354.
15. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1712.
16. Soliani C, Rondan-Dueñas JC, Chiappero MB, Martínez M, García da Rosa E, Gardenal CN. 2010. Genetic relationships among populations of *Aedes aegypti* from Uruguay and northeastern Argentina inferred from ISSR-PCR data. Med Vet Entom. 24: 316-323.
17. Templeton AR. 2008. Nested clade analysis: an extensively validated method for strong phylogeograhic inference. Mol Ecol. 8: 1877-1880.
18. Templeton AR. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. 1º ed. Hoboken: John Wiley & Sons, Inc Press.
19. Willat G, Capdevila A, Martínez M, Boga A. 2003. Evolución de *Aedes aegypti* en Uruguay, 1997-2003. Entomología y vectores. 10: 437-444.

Morfometría geométrica aplicada a la distribución geográfica de culícidos

Maximiliano **Garzón**
Iris **Alem**
Nicolás **Schweigmann**

Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

maxigarzon@yahoo.com.ar
irissol19@yahoo.com.ar
nicolas@ege.fcen.uba.ar

La Morfometría Geométrica (MG) es una herramienta muy sensible que permite evaluar formalmente las variaciones fenotípicas de ejemplares de la misma o distintas especies en un espacio multidimensional. Sus aplicaciones son complementarias e independientes a los métodos moleculares utilizados para los estudios ecológicos, taxonómicos y filogeográficos. Esta técnica permite también evaluar con mucha precisión las desviaciones de forma y tamaño en la simetría bilateral de los individuos. La metodología se basa en la identificación y evaluación de distancias relativas entre marcas homólogas que sirven como puntos de referencia anatómica, denominadas *Landmarks*. También puede aplicarse sobre la forma del contorno en estructuras que no presentan puntos distinguibles a lo largo de su configuración. En este capítulo evaluamos su aplicación para *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* y *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus.* Los resultados demuestran que se trata de una herramienta muy promisoria para detectar indicadores de calidad de sitios de cría, dimorfismo sexual y variaciones geográficas a nivel local y regional.

Introducción

La morfología y la morfometría proporcionan caracteres útiles para la identificación taxonómica (Morrone, 2013); sin embargo, los rasgos o características morfológicas suelen mostrar variabilidad individual en cuanto a tamaño y forma. La morfometría geométrica (MG) utiliza la cuantificación de las variaciones de forma para determinar el grado de simetría individual, la similitud entre formas intra o interpoblacionales y entre especies.

La metodología de MG se basa en la comparación entre puntos de referencia aplicados sobre imágenes de alguna estructura de un organismo. En el caso de los insectos, las alas facilitan el trabajo en un solo plano, lo que minimiza posibles errores en los ajustes de medición. Las intersecciones naturales dadas por la venación representan puntos de referencia o *Landmarks* (LMs) muy precisos que permiten generar coordenadas cartesianas en dos dimensiones (Fig. 1).

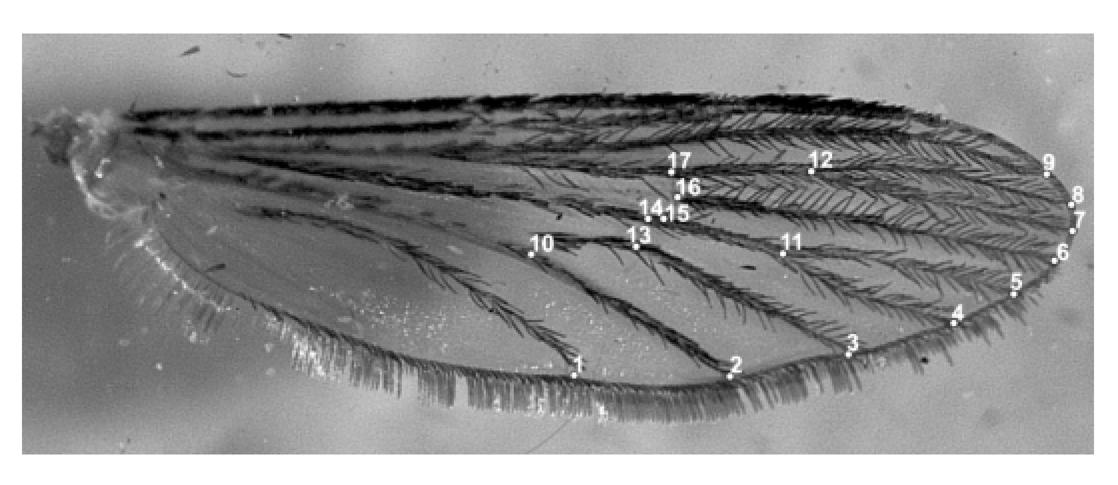


Figura 1. Localización de 17 *Landmarks* (LMs) en intersecciones de nervaduras del ala de un culícido.

Mediante programas computacionales de libre acceso como el tps-DIG 2.16 (Rohlf, 2010) se registran las coordenadas de cada individuo en base a la ubicación de los LMs. A partir de la base de datos de las coordenadas cartesianas se pueden comparar tamaños y conformaciones de los individuos. Para el primer caso se utiliza un estimador isométrico del tamaño, derivado de los registros de coordenadas cartesianas conocido como *Centroid Size* (CS) o tamaño del centroide. El CS se calcula como la raíz cuadrada de la suma del cuadrado de las distancias entre el centro de la configuración (Centroide o centro geométrico) de los LMs y de cada LM (Bookstein, 1991). Para comparar las conformaciones (*Shape*) que caracterizan a cada individuo, las coordenadas cartesianas son trasladadas, rotadas y escaladas de acuerdo al método de superposición *Procrustes* (Bookstein, 1991) utilizando por ejemplo el software MorphoJ® 1.05 (Klingenberg, 2011). El resultado de este algoritmo es la generación de nuevas coordenadas *Procrustes*, las cuales son las que finalmente se utilizan como variables de conformación para el análisis.

En culícidos la presencia de escamas y la anchura de las nerviaciones en las alas incrementan el error de medición producido por la precisión en la ubicación de los LMs. Para atenuar dicho error se pueden realizar mediciones repetidas y promediar los valores resultantes (Klingenberg, 2015).

Morfometría geométrica basada en Landmarks

Simetría entre las alas de Aedes aegypti

La asimetría de las alas es indicadora de la calidad de los ambientes de cría y del *fitness*. Durante el desarrollo embrionario, la forma y tamaño de las alas pueden ser afectadas tanto por causas genéticas como ambientales (térmicas, químicas, estrés nutricional, etc.). Una mayor asimetría en un individuo se debería a una disminución en la estabilidad entre los lados derecho e izquierdo de estructuras bilaterales durante el desarrollo de organismos simétricos (Van Valen, 1962; Palmer y Strobeck, 1992) y sería un reflejo de una menor calidad ambiental.

Por morfometría tradicional se puede detectar asimetría en base a diferencias en las longitudes entre ambas alas (Fig. 2).

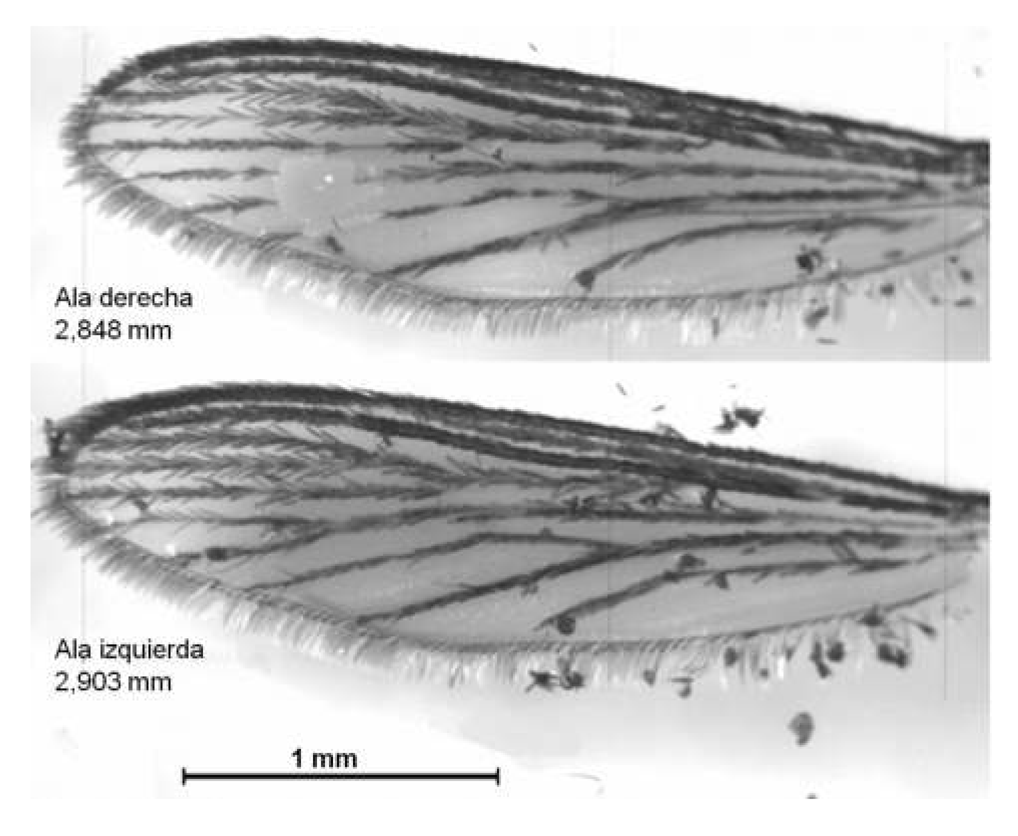


Figura 2. Alas de distinta longitud provenientes de un ejemplar de *Aedes aegypti*.

La asimetría del tamaño se puede determinar también mediante morfometría geométrica, donde fue necesario ubicar los LMs seleccionados en un conjunto de copias (ej. 30) de cada foto. Para el ala de la figura 2 el tamaño del centroide (CS) promedio del ala izquierda (781,57) resultó 0,08 % mayor respecto del ala derecha (780,95). Sin embargo, las diferencias de CS no resultaron significativamente diferentes ($p > 0,01$).

El análisis de componentes principales mostró agrupamientos de LMs de cada ala y se observaron diferencias significativas entre las conformaciones (MANOVA: F= 246,05; g.l. = 2; N = 30; $p < 0,0001$).

Las variaciones o desplazamientos particulares entre LMs homólogos (Fig. 3) muestran asimetría en la conformación. Los mayores desplazamientos se produjeron en los LMs 2, 4, 9, 10, 12 y 13. También se observa una mayor deformación del ala en la zona central de la grilla (Fig. 4).

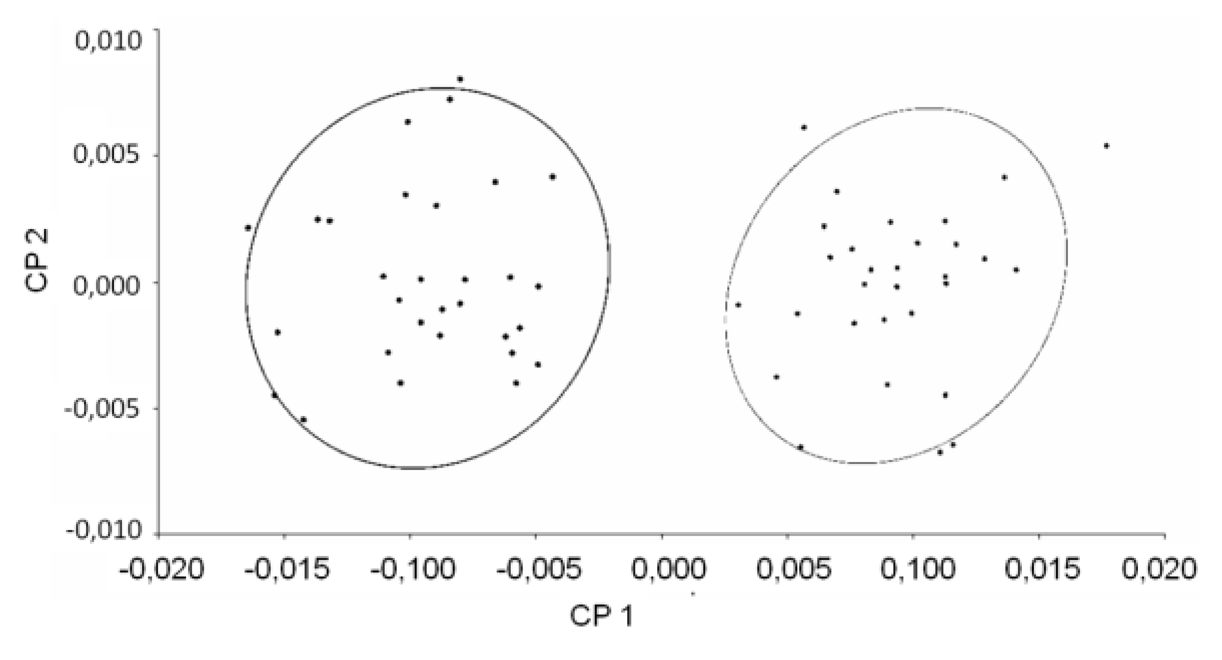


Figura 3. Gráfico de elipses de confianza para las alas derecha e izquierda de *Aedes aegypti.*

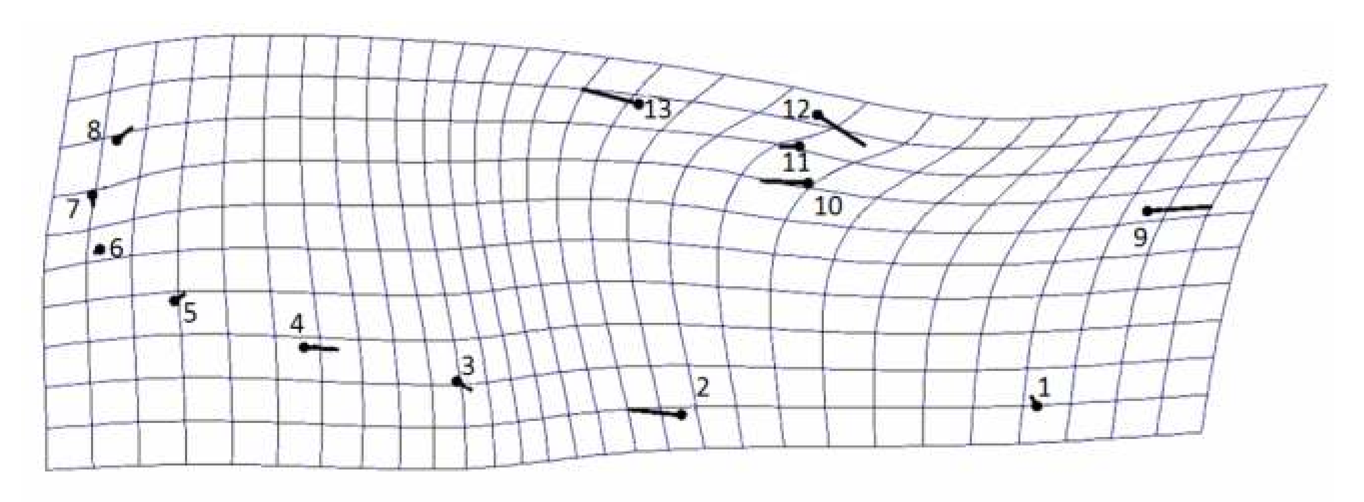


Fig. 4. Grilla de desplazamientos de LMs entre el ala derecha e izquierda. Los segmentos indican el promedio del desplazamiento para cada punto de referencia (LM) para *Aedes aegypti*.

Variaciones de tamaño de las alas entre poblaciones de Aedes albifasciatus

La comparación entre los estimadores isométricos del tamaño de las alas (Centroides) de ejemplares de *Ae. albifasciatus* de diferentes regiones (provincia de Buenos Aires y Sarmiento, provincia de Chubut) no demostraron diferencias significativas (Test de Kruskal Wallis: p_{Machos}= 0,085; $p_{Hembras}$= 0,969). En la población de Sarmiento las alas de las hembras resultaron de mayor tamaño que la de los machos (p = 0,00005) y se observó una mayor variabilidad de tamaño para la población de Buenos Aires (Fig. 5) (Garzón, 2015).

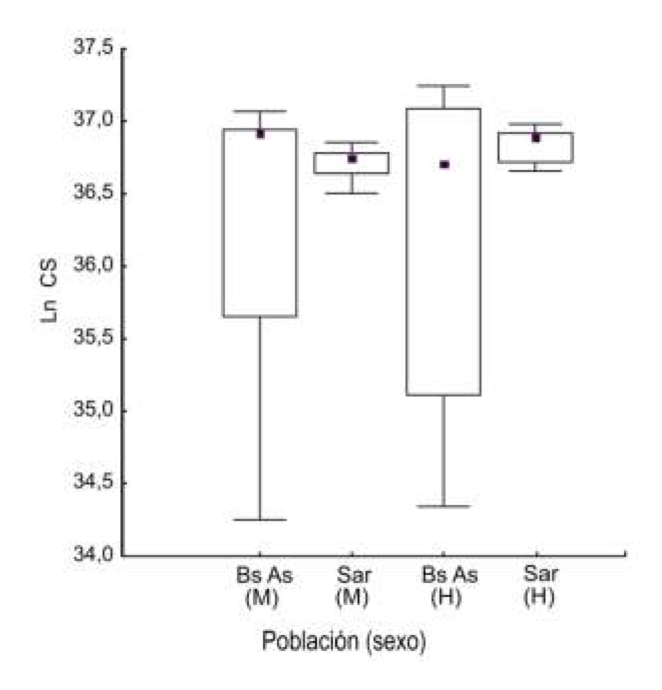


Figura 5. Logaritmo natural del estimador isométrico del tamaño de alas de *Aedes albifasciatus* (Ln (CS): Centroide). Bs As: Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) y Provincia de Buenos Aires; Sar: Sarmiento, Chubut; (M): Macho; (H): Hembra.

Tamaño del centroide para evaluar condiciones de cría

El CS permitió comparar los efectos de las condiciones de cría sobre el tamaño final de las alas de adultos emergentes de *Ae. albifasciatus* de Buenos Aires criados bajo diferentes condiciones térmicas. El tamaño de las alas mostró una relación inversa con la temperatura de cría (Fig. 6) (Garzón, 2015).

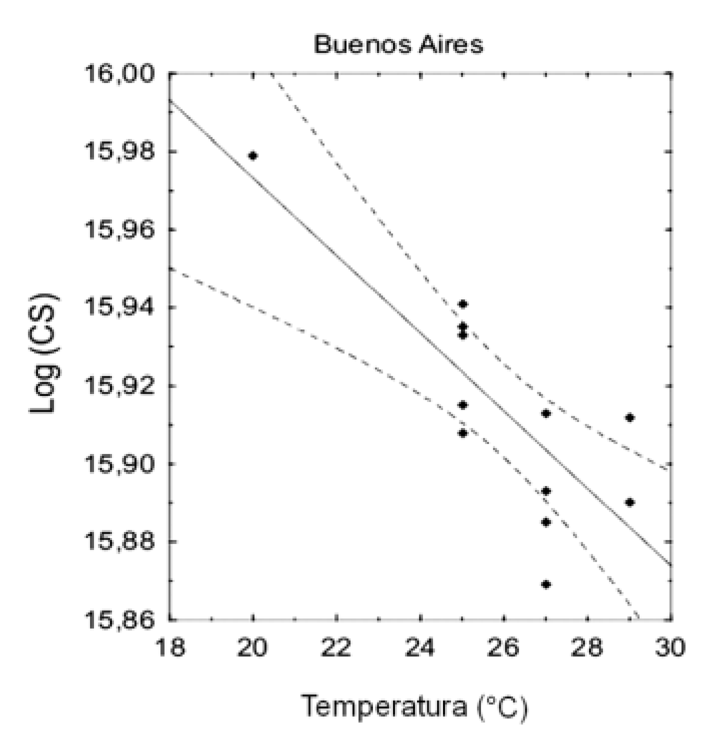


Figura 6. Longitud del tamaño del centroide de alas de *Aedes albifasciatus* de Buenos Aires, en función de la temperatura.

Relación forma – tamaño

Para trabajar con MG se debe cumplir la independencia entre la forma y el tamaño (alometría de la conformación). Para ello es necesario realizar pruebas de alometría mediante regresiones multivariadas utilizando al CS como variable independiente y a la conformación como variable dependiente (Rolhf, 1993; Zelditch *et al.*, 2004).

La regresión para hembras de *Ae. albifasciatus* de Chubut y Buenos Aires criadas a partir de huevos a diferentes temperaturas mostró variabilidad de formas y se pueden interpretar como independientes al tamaño. La variabilidad de formas no está acompañada por el tamaño. En el caso de Buenos Aires la varianza predicha por el modelo (r^2) resultó muy baja (Tabla 1) y para Sarmiento, además no fue significativa. Estos resultados permiten asegurar que la temperatura y otros posibles determinantes ambientales que afectan al tamaño de los culícidos adultos durante el desarrollo no resultan en un cambio de forma.

Tabla 1. Prueba de alometría (*Shape* en función del CS) para hembras de *Aedes albifasciatus*.

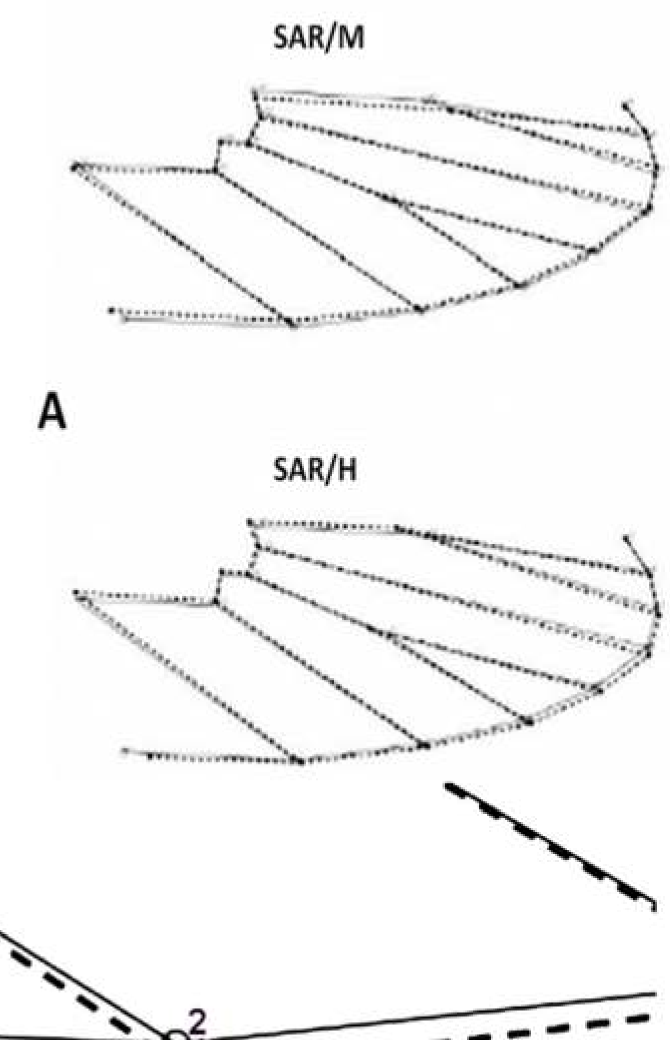
Población	Varianza Total	Varianza Predicha	Varianza Residual	n	% Predicho (r^2)	p
Bs As	0,05186	0,00369	0,04817	36	7,1	0,005
Sar	0,04348	0,00106	0,04242	43	2,4	0,395

Bs As: Provincia de Buenos Aires y CABA; Sar: Sarmiento (Chubut); Nivel de significancia (α = 0,05).

Dimorfismo sexual

El dimorfismo sexual en insectos no siempre se manifiesta de manera conspicua. La aplicación de la MG permite determinar diferencias sutiles a simple vista.

Entre las alas de machos y hembras de *Ae. albifasciatus* de Sarmiento, se registraron formas más ahusadas o delgadas en machos (Fig. 7). La configuración *wireframe* (esquema de alambre) es un modelo que permite visualizar las diferencias.



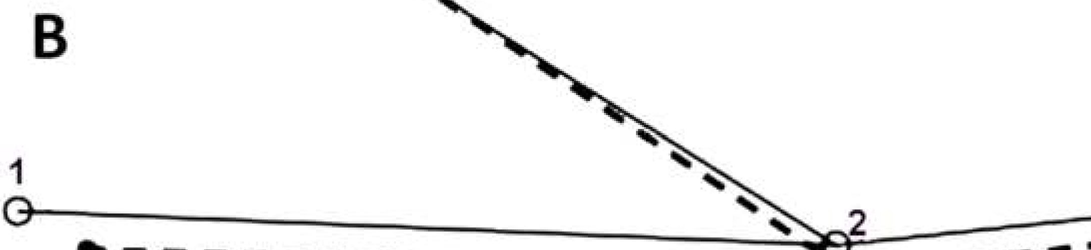


Figura 7. A) Modelo de trazado de líneas (*Wireframe*) para la conformación del ala promedio entre sexos (línea continua) y las tendencias de la variación (líneas punteadas) en alas de *Aedes albifasciatus* para cada sexo (Sar: Sarmiento; H: Hembra; M: Macho). B) Detalle del borde inferior del ala de la hembra.

Aplicaciones a la filogeografía urbana

En la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) existen numerosos trabajos de dinámica poblacional de *Ae. aegypti* mostrando un patrón de distribución heterogénea en el tiempo (Carbajo *et al*., 2004; De Majo *et al*., 2013) y el espacio (Carbajo *et al*., 2006), basados en patrones de la actividad de ovipostura de *Ae. aegypti* (Schweigmann *et al*., 2002). Para evaluar posibles dinámicas dispersivas en la región se pueden analizar relaciones de parentesco a nivel genotípico (Huber *et al*., 2002) o fenotípico de individuos provenientes de diferentes zonas. Para Buenos Aires se analizaron las diferencias morfométricas de las alas de ejemplares provenientes de diferentes zonas. Los resultados preliminares para *Ae. aegypti* de CABA sugieren la existencia de variaciones morfométricas diferenciales asociadas a distancias geográficas (Fig. 8). Tomando un criterio de corte al 50 % de la máxima distancia euclídea quedaron conformados cinco grupos (entre seis barrios). Entre Villa Crespo y Paternal se observó la

mayor correspondencia distancia geográfica/distancia euclídea. Barrios muy cercanos (Saavedra y Urquiza) resultaron ser más disímiles respecto de la forma de aquellos barrios más alejados (zona sur: Parque Avellaneda y Villa Lugano) lo que sugiere preliminarmente la existencia de corredores y/o barreras dispersivas.

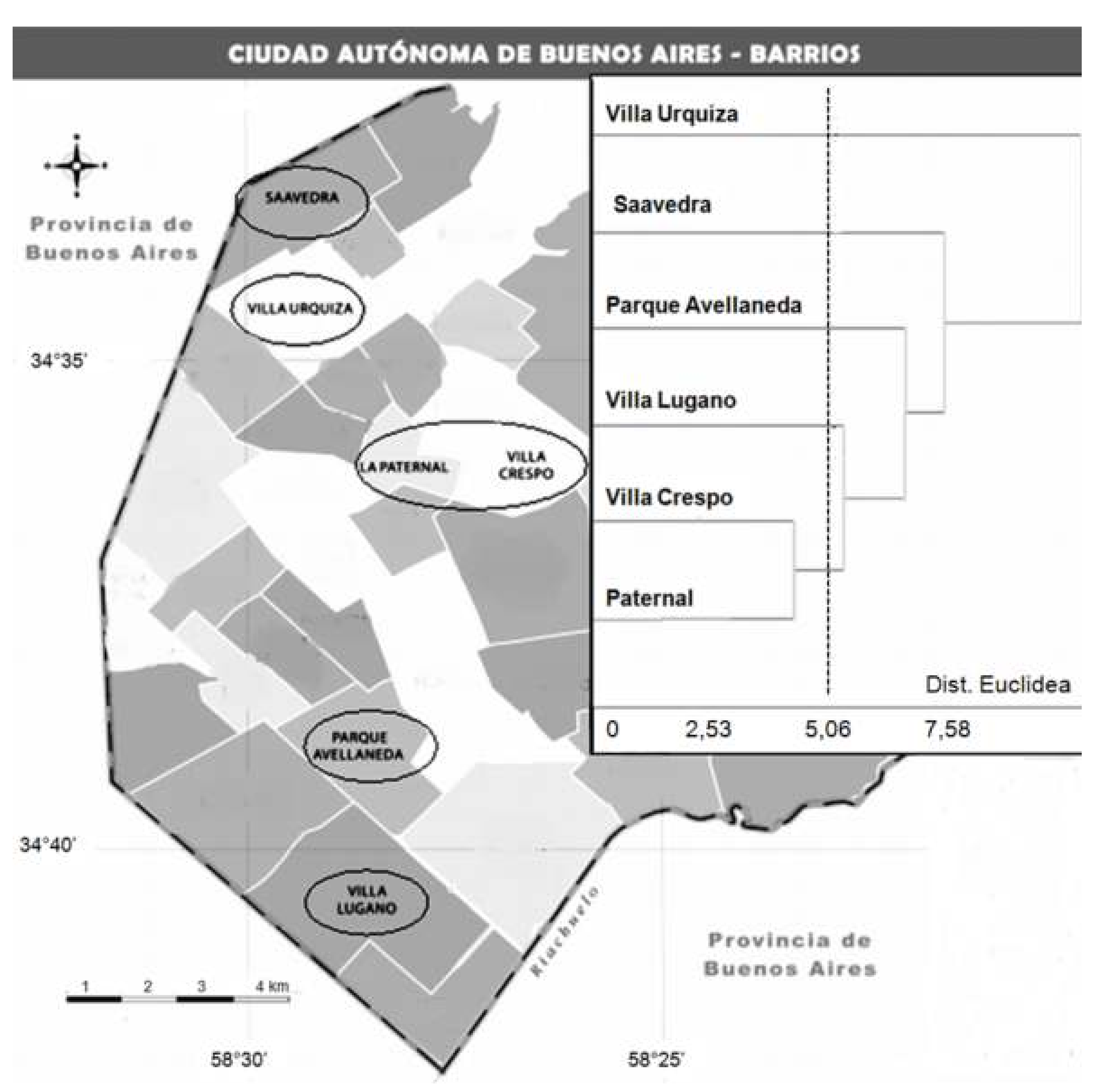


Figura 8. Dendrograma o árbol filogeográfico obtenido a partir de las formas del ala de *Aedes aegypti* de seis barrios de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA).

Filogeografía regional

Se compararon formas de alas de *Ae. albifasciatus* de tres ecoregiones: Delta e islas del Paraná (Otamendi - Provincia de Buenos Aires), Pampeana (Carlos Casares y Ezeiza - Provincia de Buenos Aires, y Ciudad Autónoma de Buenos Aires) y Estepa patagónica (Sarmiento- porvincia de Chubut).

La línea de corte al 50 % de la distancia máxima para el análisis de conglomerados (Fig. 9) indicó 5 grupos de los cuales 4 mostraron mayor similitud en función de la cercanía geográfica y la existencia de barreras geográficas para la dispersión, como las condiciones adversas de la estepa patagónica, que afectarían negativamente al flujo génico. Por el contrario se puede observar que las formas en las poblaciones de la región pampeana se agrupan del lado derecho del primer eje.

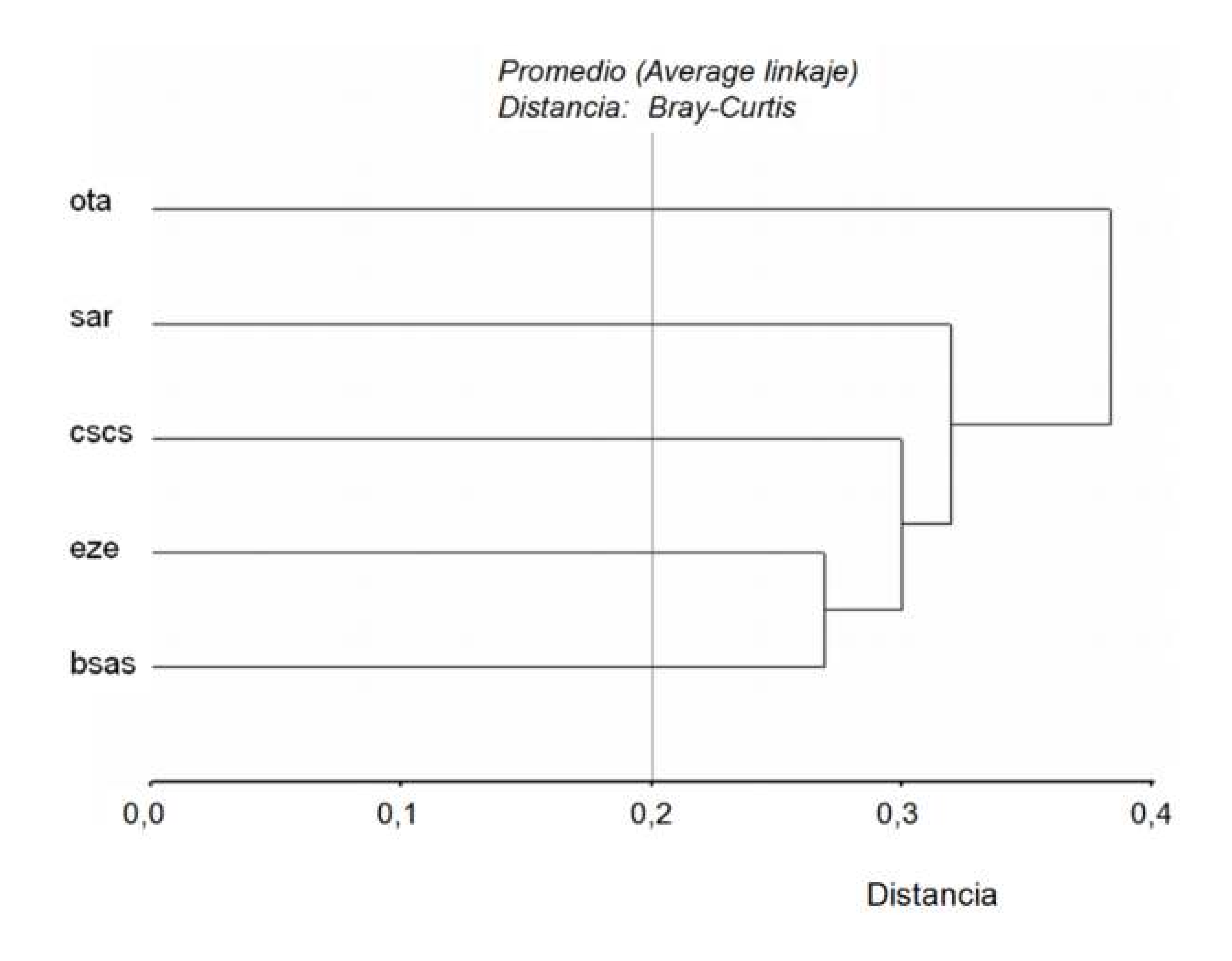


Figura 9. Análisis de conglomerados para las cinco poblaciones estudiadas de *Aedes albifasciatus* a partir de la conformación del ala (provincia de Buenos Aires: ota: Otamendi, cscs: Carlos Casares, eze: Ezeiza, bsas: Ciudad Autónoma de Buenos Aires. Provincia de Chubut: sar: Sarmiento).

Mediante un análisis de variación canónica, los dos ejes explicaron el 88 % de la variabilidad total de la forma. En este caso se agruparon los ejemplares de Buenos Aires y Ezeiza (Fig. 10). El primer eje permitió separar a la población de Chubut de las de la región Pampeana. Mientras que el segundo eje permitió separar claramente a la población de Otamendi respecto de Carlos Casares y parcialmente de las localidades restantes.

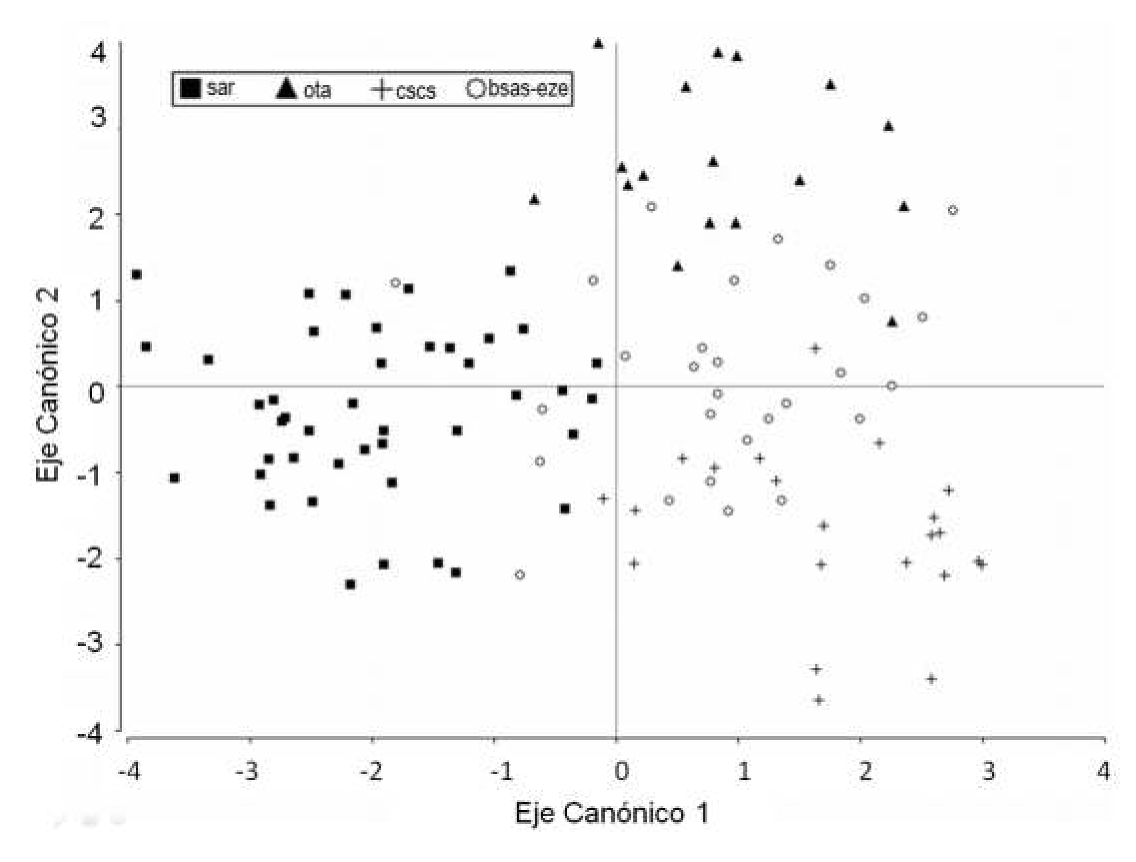


Figura 10. Análisis de Variación Canónica para la conformación de las alas de 4 poblaciones de *Aedes albifasciatus* pertenecientes a tres ecoregiones (bsas-eze: Ciudad Autónoma de Buenos Aires + Ezeiza, ota: Otamendi; cscs: Carlos Casares y sar: Sarmiento).

Otra manera de poder visualizar el patrón de variabilidad se basa en los puntos (LMs) del ala que más varían. En un gráfico de grilla, sobre plano deformado (Fig. 11), se pueden observar aquellos LMs que estarían explicando las diferencias de formas. Los puntos corresponden a los valores promedio y los segmentos indican grado y dirección resultante de la variabilidad. Por ejemplo en el caso de las diferentes poblaciones de *Ae. albifasciatus* de diferentes ecoregiones, la mayor dirección de cambio de forma se puede ver en el punto 1 del primer eje canónico.

Por otra parte, desde el punto de vista metodológico, se puede evaluar la calidad de los LMs para el análisis. Los de segmentos de mayor tamaño (ej. LM 1) son los que aportan mayor variabilidad y permiten discriminar diferencias con mayor detalle. En el otro extremo, se encuentran los LMs que no tienen segmento o no muestran variabilidad (ej. LM 3) y su aporte al análisis filogeográfico resulta de poca utilidad. Los LMs de aporte nulo serían los primeros candidatos a eliminar para simplificar el análisis y reducir los tamaños de muestra necesarios (regla del número de individuos = #LM x 3).

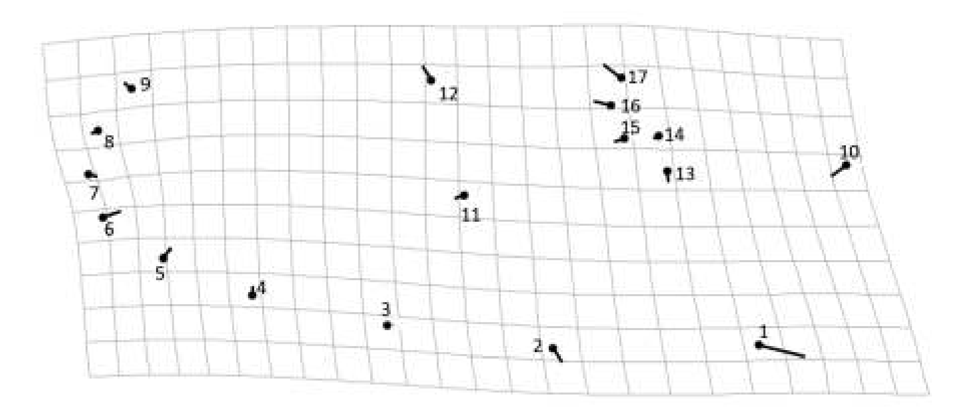


Figura 11. Grilla sobre plano deformado del primer eje canónico mostrando la diferencia entre la conformación media del ala de *Aedes albifasciatus* y los segmentos de deformación (varianza).

Morfometría geométrica basada en contornos

El método de los contornos se basa en considerar al borde entero de una estructura en lugar de LMs. De hecho son de mucha utilidad en el caso de analizar estructuras que carezcan de referencias anatómicas o puntos distinguibles, por ejemplo los huevos de mosquitos (Fig. 12).

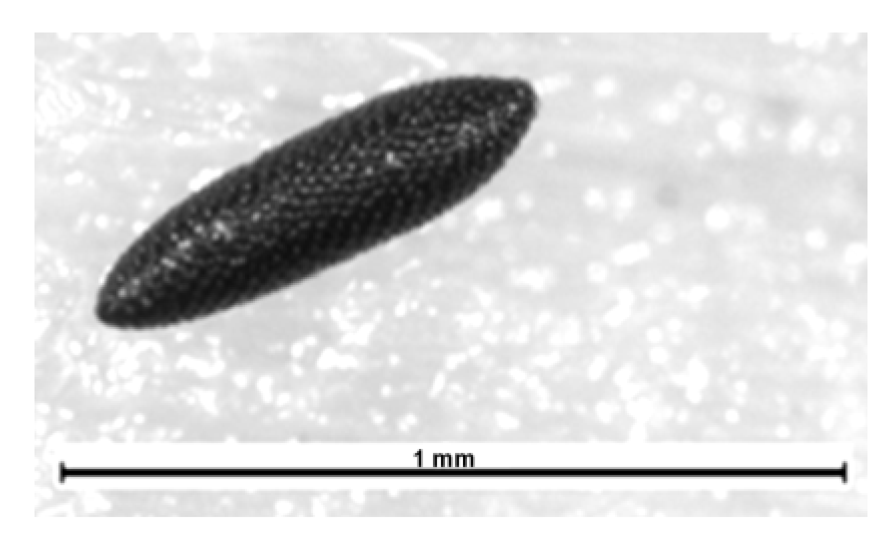


Figura 12. Huevo de *Aedes aegypti.*

La técnica usual consiste en digitalizar puntos a lo largo del contorno y ajustarlos mediante un Análisis de Fourier (Fig. 13). Luego se comparan las variables conformacionales a partir de los coeficientes de las funciones obtenidas para cada ejemplar (Rohlf, 1990).

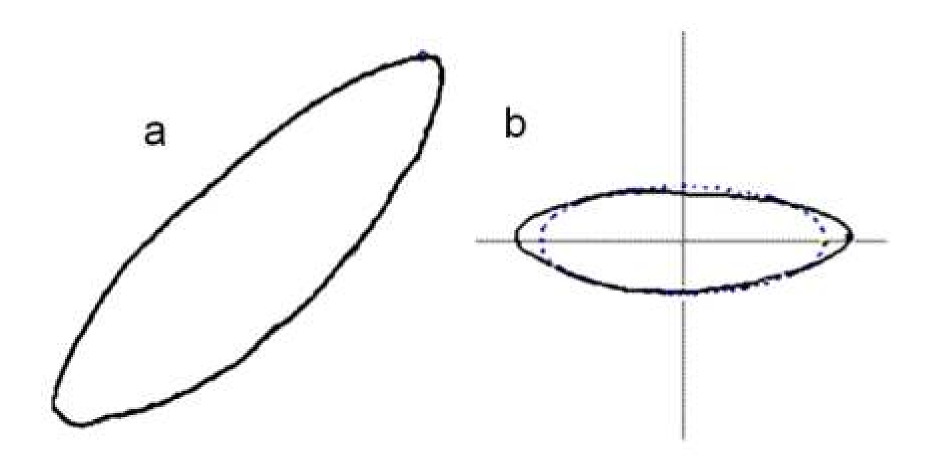


Figura 13. a) Contorno de un huevo de *Aedes aegypti*, b) contorno del huevo (línea continua) respecto del ajuste a un descriptor elíptico (línea de trazos).

Los coeficientes de los descriptores elípticos de Fourier (DEF) se calculan con una transformación de Fourier de contornos codificado digitalmente según Kuhl y Giardina (1982).

El método del contorno de huevos aplicado para *Ae. aegypti* en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires permite poner a prueba estudios independientes (ej. morfometría geométrica a partir de LMs en alas). Por ejemplo, con el criterio de corte al 50 % de la máxima distancia euclídea, se puede observar un grupo de cinco barrios a valores menores de 2,17 entre los que se encuentran Vélez Sarsfield y Parque Avellaneda, coincidiendo la mayor cercanía geográfica/distancia euclídea. También aparecen en el grupo barrios alejados, como Parque Chas y Balvanera sugiriendo dispersión pasiva (Fig. 14). Por otro lado, se pueden observar dos grandes grupos que geográficamente bordean la ciudad.

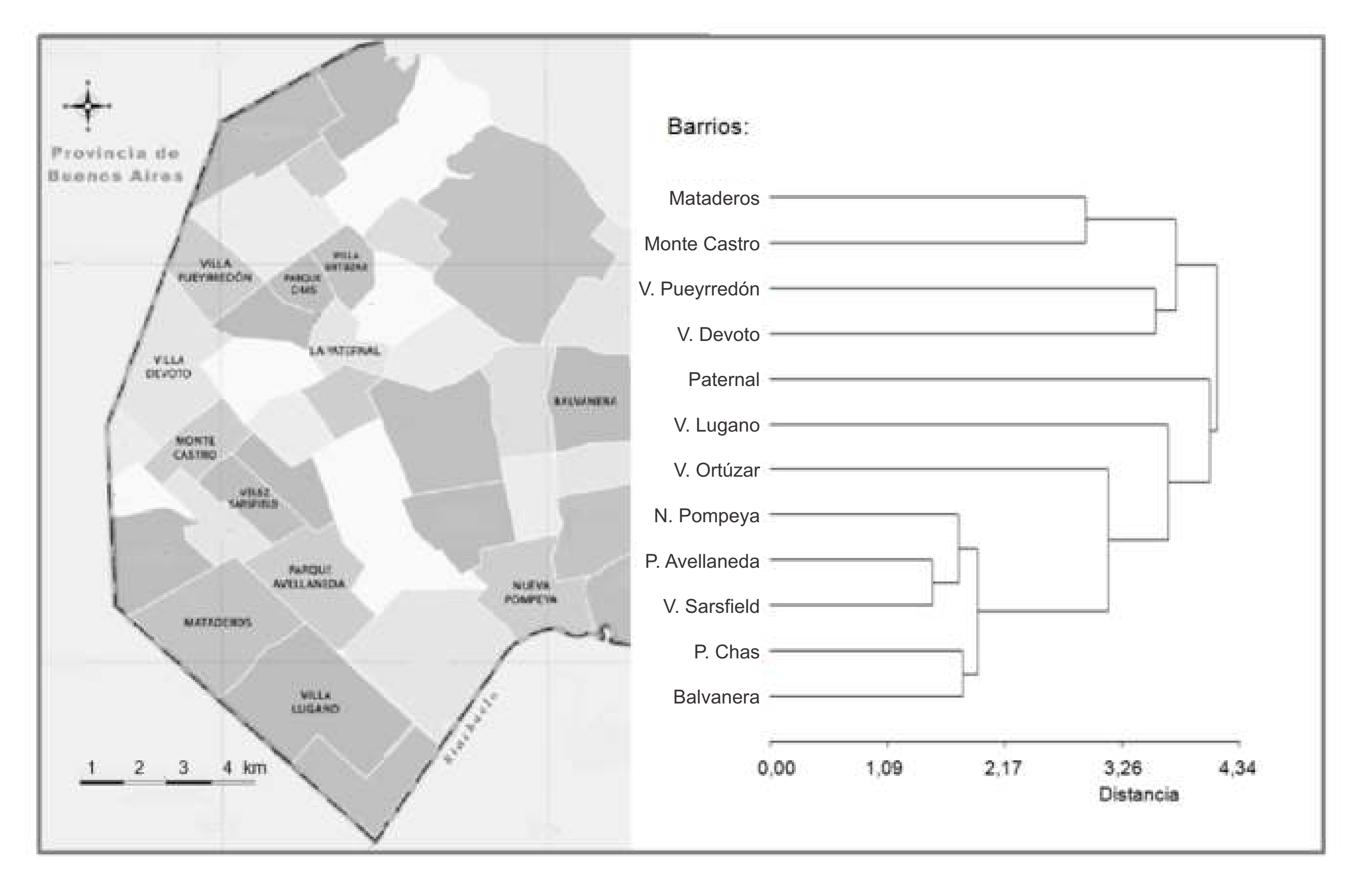


Figura 14. Árbol filogeográfico basado en los contornos de los huevos de *Aedes aegypti* de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Consideraciones finales

Se puede concluir que la morfometría geométrica demuestra ser una herramienta muy sensible, que permite diferenciar fenotipos entre ejemplares provenientes de distintos lugares geográficos. El fenotipo de cada individuo es el resultado del genotipo y cómo lo afecta el ambiente. Si el ambiente de cría es controlado mediante condiciones de laboratorio el resultado será un fenotipo determinado por el genotipo. De esta manera, la técnica es aplicable para estudios filogeográficos.

Cuando los ejemplares provienen de pupas colectadas directamente en el campo, el efecto ambiental de los criaderos (recursos y condiciones) que afecta al fenotipo puede ser medido por las diferencias de tamaño y forma entre el ala derecha y la izquierda. La diferencia entre tamaños y formas es un indicador de la calidad ambiental. Esto constituye una herramienta de gran utilidad para estudios ecológicos y también es aplicable para los adultos directamente capturados en campo.

La morfometría geométrica es una herramienta muy económica ya que solo requiere de la habilidad manual de los investigadores y de una capacidad de registros fotográficos y computacionales presentes en la mayoría de los laboratorios del país. Sin embargo, debido a la alta sensibilidad de esta herramienta, debe usarse con precaución y debería ser acompañada por validaciones basadas en estudios moleculares.

1. Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data, Geometry and Biology. Cambridge University Press, NY. 1-434.

2. Carbajo A, Gomez SM, Curto SI, Schweigmann NJ. 2004. Variación espacio-temporal del riesgo de transmisión de Dengue en la ciudad de Buenos Aires. Medicina. 64: 231-234.

3. Carbajo AE, Curto SI, Schweigmann NJ. 2006. Spatial distribution pattern of oviposition in the mosquito *Aedes aegypti* in relation to urbanization in Buenos Aires: southern fringe bionomics of an introduced vector. Med Vet Entomol. 20: 209-218.

4. De Majo MS, Fischer S, Otero M, Schweigmann N. 2013. Effects of thermal heterogeneity and egg mortality on differences in the population dynamics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) over short distances in temperate Argentina. J Med Entomol. 50: 543-551.

5. Garzon MJ. 2015. Parámetros poblacionales de *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en poblaciones de clima diferente (árido de estepa y templado húmeda). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Pp. 157. Disponible en: www.digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_5803_Garzon.pdf.

6. Huber K, Loan LL, Tran HH, Tran KT, Rodhain F, Failloux A-B. 2002. Temporal genetic variation in *Aedes aegypti* populations in Ho Chi Minh City (Vietnam). Heredity. 89: 7-14.

7. Klingenberg CP. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Mol Ecol Resour. 11: 353-357.

8. Klingenberg CP. 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: Concepts, methods, and applications. Symmetry. 7: 843-934.

9. Kuhl FP y Giardina CR. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. Computer Graphics and Image Processing. 18: 236-258.

10. Morrone JJ. 2013. Sistemática, fundamentos, métodos, aplicaciones. 1ra edición. México: Universidad Nacional Autónoma de México Press.

11. Palmer AR, Strobeck C. 1992. Fluctuating asymetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. Acta Zool Fenn. 191: 57-72.

12. Rohlf, F.J. 1990. Rotational fit Procrustes methods. En Rohlf FJ, Bookstein FL, eds. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Michigan: University of Michigan Museum of Zoology. Special Publication 2. pp. 227-236. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/F_Rohlf/publication/30850286_Proceedings_of_the_Michigan_Morphometrics_Workshop/links/5566227508aefcb861d1971b.pdf#page=237.

13. Rohlf FJ. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. En: LF Marcus, E Bello, A Garcia-Valdecasas, eds. contribution of morphometrics. Madrid: monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales 8. pp. 131-159.

14. Rohlf FJ. 2010. TPSDIG for Windows version 2.16. Department of ecology and evolution, State University of New York, Stony Brook.

15. Schweigmann N, Orellano P, Kuruc J, Vera MT, Vezzani D, Méndez A. 2002. Distribución y abundancia de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Buenos Aires. En: Salomón DS, eds. Actualizaciones en artropodología sanitaria Argentina. Buenos Aires: Fundación Mundo Sano. pp. 155-160.

16. Van Valen L. 1962. A study of fluctuating assymetry. Evolution. 16: 125-142.

17. Zelditch M, Swiderski DL, Sheets HD, Fink WL. 2004. Geometric morphometics for biologists: A primer. Elsevier, Boston, EEUU. Disponible en: www.sciencedirect.com/science/book/9780127784601.

Foto: Larva de *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus* infectada por *Amblyospora albifasciati* (Microsporidia: Amblyosporidae)
Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 3

ECOLOGÍA

Coordinadores

Raúl E. **Campos** y Raquel M. **Gleiser**

Esta sección analiza la información disponible sobre ecología de mosquitos en Argentina, tomando como criterio el tipo de hábitat larval predominante. Los primeros dos capítulos (capítulos 8 y 9) se refieren a mosquitos que crían en aguas permanentes, es decir, cuerpos de agua lénticos en el suelo, tanto naturales como artificiales, en los cuales el nivel del agua puede sufrir fluctuaciones pero que no llegan a secarse en ningún momento del año. En el capítulo 8 se tratan los estudios referentes a la subfamilia Anophelinae, que se centran mayormente en el noroeste de Argentina y están enfocados al estudio de los estados inmaduros y de los mosquitos adultos. Se describen las características de los hábitats larvales y los patrones de fluctuación estacional de abundancia de las especies más comunes, con un particular énfasis en *Anopheles pseudopunctipennis* y *An. argyritarsis*, las especies más frecuentes y de mayor interés sanitario. Por otro lado, se pone en evidencia el poco conocimiento de los aspectos biológicos y ecológicos de las otras especies de anofelinos presentes en el país. En el capítulo 9 se trata la subfamilia Culicinae. La bionomía de los mosquitos de esta subfamilia que crían en aguas permanentes, se encuentra íntimamente asociada con la presencia de macrófitas, aunque muchas especies utilizan hábitats sin vegetación, y/o artificiales. En Argentina, especies de los géneros *Culex*, *Coquillettidia*, *Mansonia, Uranotaenia* y *Aedeomyia* utilizan estos ambientes para el desarrollo de los estados inmaduros. Dentro del capítulo, la información se encuentra organizada por región geográfica, y para la Región Pampeana, se dedica una sección especial a los estudios realizados en humedales. Si bien la bibliografía sobre Culicinae que cría en ambientes permanentes es relativamente numerosa, también es fragmentada y desbalanceada entre géneros y regiones geográficas. Los estudios sobre las especies de *Culex* predominan respecto de los otros géneros, como así, los de la región pampeana. En cuanto a las otras regiones geográficas, el Noroeste y Cuyo han sido las más postergadas.

El tercer capítulo de esta sección (capítulo 10) se refiere a las especies de mosquitos que se desarrollan en cuerpos de agua temporarios que se forman a nivel de suelo. Los mosquitos que utilizan este tipo de ambiente tienen adaptaciones específicas a la disponibilidad y fluctuaciones del nivel de agua, como son los huevos de resistencia que les permiten sobrevivir a los períodos de sequía (géneros *Aedes* y *Psorophora*), o acortar los tiempos de desarrollo de los estados inmaduros en los períodos en que los charcos se desecan más rápidamente, o bien son ocupados por mosquitos generalistas (ej. *Culex* spp.) que aprovechan los charcos temporarios en los períodos en que el agua permanece más tiempo. En este capítulo se describen los resultados publicados en Argentina, sobre los factores ambientales y climáticos asociados con las fluctuaciones interanuales, estacionales y de corto plazo de la abundancia de las especies más relevantes a escala regional, de paisaje y local. De las más de 30 especies de mosquitos recolectadas en charcos temporarios, la que mayor atención recibió fue *Aedes albifasciatus.*

Foto: Larva de *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus* infectada por *Amblyospora albifasciati* (Microsporidia: Amblyosporidae)
Dr. Raúl E. **Campos**

ECOLOGÍA

CONTINUACIÓN...

El capítulo 11 se refiere a la fauna de mosquitos de microambientes acuáticos naturales que incluyen fitotelmata, gastrotelmata y huecos en rocas. Las fitotelmata fueron la que recibieron mayor atención, siendo habitadas por 85 especies de las 242 conocidas para Argentina. Aún así, el análisis de la frecuencia y procedencia de los registros de mosquitos que crían en fitotelmata pone en evidencia que este tipo de ambientes ha sido escasamente explorado en varias regiones del país. Debido a la amplia distribución de las especies de *Eryngium* en todas las regiones, cabría esperarse que de las especies que utilizan fitotelmata como sitio de cría, las del subgénero *Culex* (*Phytotelmatomyia*) sean las de mayor distribución geográfica en Argentina.

En el capítulo 12 se exponen los estudios sobre los mosquitos que utilizan microambientes artificiales, en referencia a contenedores manufacturados por el hombre que acumulan agua y que son propicios para el desarrollo de estados inmaduros, constituyéndose en importantes hábitats larvales en ambientes urbanos. Entre los temas tratados, se describen las características más frecuentemente mencionadas en la literatura, referidas al tipo de recipientes artificiales hallados en Argentina y su relación con la presencia o abundancia de culícidos. Se conocen 34 especies de mosquitos pertenecientes a nueve géneros que crían en estos ambientes, siendo *Aedes aegypti* la especie más frecuente y mejor estudiada, seguida por el complejo *Culex pipiens*. Respecto de esas especies se describen los estadísticos vitales, patrones de distribución espacial y temporal y su relación con variables ambientales y meteorológicas, y las interacciones intra- e interespecíficas de las larvas.

En conjunto, esta sección refleja un alentador avance sobre el conocimiento de la ecología de mosquitos en Argentina de las especies de mayor impacto (real o potencial) sanitario, y en especial de *Aedes aegypti*, *Aedes albifasciatus*, *Culex pipiens-Cx. quinquefasciatus* y *Anopheles pseudopunctipennis*. Predominan los estudios de bionomía de especies y de ecología de poblaciones, y en menor cuantía los de comunidades. En cuanto a estudios regionales, se evidencian grandes extensiones geográficas poco o nada exploradas.

Mosquitos que crían en cuerpos de agua permanentes Subfamilia Anophelinae

María Julia **Dantur Juri**

Unidad Ejecutora Lillo (CONICET - FML) y Unidad de Microscopía Espectral (Universidad Nacional de Tucumán-Sistema Provincial de Salud). Hospital Centro de Salud Zenón J. Santillán. San Miguel de Tucumán, Tucumán.

juliadantur@yahoo.com.ar

La literatura referida a mosquitos anofelinos de Argentina es escasa, resultando muy poco conocidos los aspectos relacionados a la abundancia espacio-temporal de dichos mosquitos como así también, los efectos de los factores ambientales sobre los mismos, la duración de cada estado de vida, la probabilidad de transición al estado de vida siguiente y el efecto de la época del año y del hábitat sobre los tiempos de desarrollo de cada estado. En el 2001, se iniciaron una serie de investigaciones en el noroeste de Argentina enfocados tanto al estudio de los estados inmaduros que crían en cuerpos de agua permanente como al estudio de los mosquitos adultos. En relación a los estados inmaduros, se observó que *Anopheles pseudopunctipennis* fue la especie más abundante, siendo su mayor abundancia desde fines de la primavera hasta el otoño. El incremento de la temperatura mínima media, de la temperatura máxima media y de la temperatura del agua produjo un aumento en la abundancia de dicha especie. Con respecto a los adultos, se observó una mayor abundancia en el borde de la selva, durante la primavera. En relación a la abundancia de *An. pseudopunctipennis* y su implicancia en la transmisión de la malaria, se encontró que para una localidad fronteriza con Bolivia, la mayor abundancia del vector ocurrió tres meses antes de un pico de casos de enfermos. Por su parte, al comparar la abundancia de esta especie con la de *Anopheles argyritarsis* a lo largo del tiempo, se observó que la primera fue más abundante en localidades cercanas a Bolivia, en particular en la primavera, influenciada positivamente por la temperatura mínima media, mientras que las precipitaciones acumuladas lo hacían negativamente. En relación a la mortalidad de los estados inmaduros de *An. pseudopunctipennis* y *An. argyritarsis*, se observó una mayor proporción de pupas mudando a adultos que de larvas mudando a pupas, lo cual fue interpretado como una mayor mortalidad en el estado larval. La mortalidad de las larvas en los primeros dos días poseclosión fue cercana al 0 %, pero aumenta durante los días siguientes. El verano fue la estación climática que ejerció la mayor influencia sobre las tasas de mortalidad de larvas y pupas, y el río Vipos fue la localidad en la que ambas tasas fueron menores, con una mayor expectativa de vida de las larvas en esta localidad. Estos aportes resultan de gran utilidad al momento de implementar medidas de control sobre los estados inmaduros y adultos, reduciendo el número de hábitats larvales y por ende la producción de mosquitos potencialmente incriminados con la transmisión de malaria.

Introducción

En el continente americano, los mosquitos pertenecientes al género *Anopheles* (subgéneros *Anopheles* Meigen, *Nyssorhynchus* Blanchard y *Kerteszia* Theobald) incluyen especies que son conocidas por ser vectores de malaria, ocupando todas ellas diferentes hábitats acuáticos (Zimmerman, 1992). El conocimiento de los aspectos bioecológicos de las larvas de anofelinos se enfocó desde un principio en la caracterización de sus hábitats, siendo los charcos, lagos, pantanos, huellas de animales o de vehículos, los sitios de cría de las especies del subgénero *Nyssorhynchus*, y las del subgénero *Anopheles*, más precisamente de *Anopheles pseudopunctipennis*, en los ríos de montaña principalmente (Shannon y Davis, 1927; Aitken, 1945; Forattini, 1962; Faran y Linthicum, 1981; Zimmerman, 1992; Manguin *et al*., 1996). Las especies del subgénero *Kerteszia* utilizan algunas fitotelmatas como sitios de cría (Zimmerman, 1992), por lo que no serán consideradas en el presente capítulo.

Según Hoffmann y Samano (1938), Savage *et al*. (1990) y Fernández-Salas *et al*. (1994), los patrones anuales de las lluvias locales se encuentran directamente relacionados con la aparición de los hábitats larvales de *An. pseudopunctipennis*. Cuando la estación húmeda termina, las piletas,

charcos y lagunas que se desarrollaron a partir de los márgenes de los ríos y arroyos pueden constituir sitios de cría adecuados para la especie. En estos hábitats es común además encontrar plantas flotantes y matas de algas filamentosas que proveen alimento a las larvas.

Los estudios de Savage *et al*. (1990) y Rejmankova *et al*. (1991, 1993) en referencia a los hábitats larvales de *An. pseudopunctipennis* coincidieron en que tres variables ambientales se asociaron positivamente con los hábitats, las algas verdes filamentosas, la altitud y la presencia de sombra en el cuerpo de agua. Por su parte, Fernández Salas *et al*. (1994) mostraron que las lluvias estacionales estuvieron directa y negativamente asociadas con la abundancia larval, ya que las elevadas precipitaciones provocaron el "lavado" de los ríos y la eliminación de los hábitats larvales ubicados en sus márgenes.

Manguin *et al*. (1996) citaron la presencia de los estados inmaduros de *An. pseudopunctipennis* en hábitats acuáticos ubicados en ambientes diferentes tales como plantaciones, bosques, pantanos y praderas a lo largo de su distribución geográfica en América. Las larvas fueron recolectadas principalmente en piletas, en arroyos poco profundos o en los márgenes de arroyos con fondos rocosos, pero también se encontraron en zanjas, lagunas y en el agua acumulada en pozos y en huecos en las rocas. La mayoría de los sitios donde se encontraron los estadios larvales estaban expuestos al sol y eran de agua estancada. Sin embargo, las larvas también se encontraron en el agua que fluía, donde la presencia de algas verdes parecía reducir la velocidad de la corriente. Además, se recogieron larvas en hábitats sin algas visibles pero con la presencia de vegetación emergente, flotante, sumergida, o mezclas de ellas. Las larvas de *An. pseudopunctipennis* se recolectaron en aguas alcalinas, ácidas y neutras, y se las observó en asociación con *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *albimanus* Wiedemann, *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *aquasalis* Curry, *An. argyritarsis, An. darlingi, Anopheles* (*Anopheles*) *hectoris* Giaquinto-Mira, *An. punctimacula* y *Anopheles* (*Anopheles*) *punctipennis* Say.

Sinka *et al*. (2010) estudiaron la distribución de las especies vectores de malaria en América, haciendo hincapié en aspectos ecológicos y de comportamiento de cada una de ellas, describiendo sus sitios de cría y elaborando mapas predictivos de su distribución potencial en base a características ambientales y climáticas consideradas relevantes para las especies.

Las especies del complejo *albitarsis*, que incluye a *Anopheles albitarsis* (tres morfotipos), *Anopheles marajoara* y *Anopheles deaneorum*, utilizan como sitios de cría hábitats de agua dulce, clara y oxigenada, expuestos al sol, con presencia de vegetación emergente, tales como lagunas, aunque ocasionalmente también fueron halladas en pozos de ladrillos con agua turbia conteniendo partículas de arcilla. Los autores reportaron una estrecha asociación de los estados inmaduros con los cultivos de arroz, y en particular con las etapas tempranas de crecimiento de las plantas (Sinka *et al*., 2010).

Los estados inmaduros de *An. aquasalis* fueron encontrados en hábitats tanto de aguas claras salobres como de agua dulce, expuestos al sol y con vegetación emergente. Si bien se observó una preferencia marcada de la especie por cuerpos de agua transparente y estancada, como las de los manglares, pantanos y lagunas, también se la encontró en forma abundante en aguas turbias y de curso lento (Sinka *et al*., 2010). Su presencia aún no ha sido reportada en Argentina, aunque mapas predictivos elaborados por Sinka *et al*. (2010) sugieren que podría encontrarse al menos en el noreste del país.

Los hábitats larvales de *An. darlingi* son muy diversos, incluyendo desde lagunas y lagos hasta cuerpos de agua de corrientes lentas o ríos con agua clara, sombreados y con vegetación sumergida. También se encontraron larvas en aguas ligeramente salobres, turbias y con elevado contenido orgánico. En Iquitos (Perú) la modificación del ambiente, debida a la tala de bosques y a la contaminación, redujo la disponibilidad de hábitats naturales de *An. darlingi*, e incrementó los hábitats artificiales como estanques agrícolas y pantanos, que son utilizados preferentemente por *An. marajoara* (Sinka *et al*., 2010).

Los sitios de cría del complejo de especies *Anopheles nuneztovari* son en líneas generales de agua dulce, estancada o en movimiento, tanto expuestos al sol como sombreados, y con vegetación flotante o emergente. Los estados inmaduros también fueron hallados en cuerpos de agua turbia, como pozos de ladrillo, en aguas fangosas de piletas, en huellas de vehículos y en pequeños estanques. En base a estudios sobre incrementos en las poblaciones de mosquitos adultos (Tadei y Thatcher, 2000), se considera que esta especie es capaz de colonizar y volverse abundante en ambientes modificados como cultivos de arroz; sin embargo, hasta ahora no fue hallada en ellos (Sinka *et al*., 2010).

Los hábitats larvales de *An. pseudopunctipennis* se caracterizan por ser cuerpos de agua clara, dulce y oxigenada, con exposición parcial al sol y con abundante cantidad de algas filamentosas. La presencia de algas verdes es una característica típica de los hábitats larvales de esta especie (Sinka *et al*., 2010).

Características de los hábitats larvales de anofelinos en Argentina

En Argentina, los primeros estudios llevados a cabo sobre los hábitats larvales de anofelinos fueron los de Paterson (1911), Bachmann (1921), Petrocchi (1924) y Shannon y Davis (1927). Bachmann (1921) describió para una localidad de Tucumán, las características fisiográficas y ecológicas de los ambientes acuáticos en donde se desarrollaban los estados inmaduros de los anofelinos, proponiendo además un plan de lucha enfocado a reducirlos, para evitar la transmisión de malaria. En ese estudio se menciona la construcción de canales para evitar el estancamiento del agua de cuerpos lénticos, el rellenado de pantanos, y el plantado de árboles del género *Eucalyptus* L'Heritier en las márgenes de los ambientes acuáticos, entre otras medidas. Por su parte, Shannon y Davies (1927) en una localidad de Tucumán estudiaron el comportamiento de *An. pseudopunctipennis* durante la estación seca y caracterizaron los cambios que se produjeron en los criaderos de acuerdo a cada estación climática, observando la presencia de matas de algas verdes del género *Spirogyra* Link en Ness., en algunos meses. Bejarano (1953) reportó que las características fisiográficas y fitogeográficas de áreas palúdicas de montaña creaban un ambiente favorable para la cría de *An. pseudopunctipennis*. Entre las variables climáticas que evaluó, encontró que la precipitación influenciaba tanto la abundancia del vector como la de los brotes de malaria.

García y Ronderos (1962) hicieron referencia a los ambientes acuáticos donde fueron encontrados los estados inmaduros de anofelinos, abarcando desde pequeños arroyos con corriente muy suave, donde hallaron *An. pseudopunctipennis*, a extensas lagunas de aguas quietas habitadas por *An. albitarsis*. Un hábitat particular fueron las axilas de Bromeliaceae en donde se desarrollan las especies del subgénero *Anopheles (Kerteszia)* (Tabla 1).

Almirón y Brewer (1994) presentaron una clasificación de los hábitats acuáticos de mosquitos en localidades incluidas en las regiones fitogeográficas del Chaco, Espinal y Pampa de la provincia de Córdoba. Los ambientes acuáticos fueron descriptos y clasificados de acuerdo a diferentes criterios: criadero natural o artificial, tamaño, relación con la exposición a la luz, presencia de vegetación, permanencia, movimiento del agua, turbidez y pH. Cuatro grupos de especies se encontraron asociadas de acuerdo a la similitud del hábitat. En el grupo A solamente se halló una especie de *Anopheles (An. albitarsis*), asociada a *Aedes albifasciatus*, *Culex saltanensis*, *Culex mollis*, *Culex brethesi*, *Psorophora ciliata*, y *Uranotaenia lowii.* En el grupo B, se encontraron *Culex acharistus*, *Culex quinquefasciatus*, *Culex bidens*, *Culex dolosus*, *Culex maxi* y *Culex apicinus*. En el grupo C, *Culex coronator*, *Culex chidesteri*, *Mansonia titillans* y *Psorophora ferox*; y en el grupo D, *Aedes fluviatilis* y *Aedes milleri*. Se observó que los estados inmaduros de *An. albitarsis* se desarrollan en ambientes de características físicoquímicas y ambientales muy heterogéneas.

Stein *et al*. (2011), al realizar un estudio similar sobre la clasificación de las especies de mosquitos en base a características comunes de sus hábitats acuáticos en la provincia subtropical del Chaco, tomando en consideración el tipo de hábitat, su naturaleza (artificial o natural), su tamaño, profundidad, ubicación en relación con la luz solar, distancia a casas vecinas, tipo de sustrato, presencia de vegetación y de algas, temperatura, pH, turbidez, color, olor, entre otras, obtuvieron tres grupos de especies asociadas por su grado de similitud. En uno de los grupos se diferenciaron dos subgrupos, en uno de los cuáles las especies de anofelinos *An. neomaculipalpus*, *An. triannulatus* y *An. albitarsis* se encontraron junto a *Cx. maxi*, *Culex eduardoi*, *Cx. chidesteri*, *Ur. lowii*, *Uranotaenia pulcherrima*, *Uranotaenia apicalis*, *Mansonia humeralis* y *Aedeomyia squamipennis*. Estas especies se recolectaron mayormente en hábitats naturales tales como charcos y lagunas, pero también se obtuvieron de acequias. La presencia de vegetación acuática y la permanencia del agua en los hábitats donde se encontraron estas especies también distinguieron a este subgrupo.

Patrones estacionales de la abundancia de *Anopheles*

Los estudios específicos sobre patrones estacionales de anofelinos en Argentina se iniciaron a fines de la década de 1990 en la provincia de Buenos Aires (Campos, 1997) y en la década del 2000 en el noroeste. En relación a los anofelinos adultos, los estudios tratan sobre distribución temporal y espacial en relación a las variables ambientales, haciendo énfasis en morfometría y características moleculares de *An. pseudopunctipennis*. Como resultados de esos estudios, se observó que *An. pseudopunctipennis* fue la especie más abundante, siendo frecuente en el borde de la selva, al igual que *An. argyritarsis*, *An. nuneztovari*, *An. rangeli* y *An. strodei*, representando ese ambiente un alto riesgo

para la transmisión de la malaria debido a la cercanía de poblaciones humanas (Dantur Juri *et al*., 2005).

En relación a la transmisión de la malaria, se estudió la abundancia de *An. pseudopunctipennis* en dos localidades del noroeste argentino, una con reportes de casos autóctonos (El Oculto) y otra con casos importados (Aguas Blancas). En la localidad de Aguas Blancas, ubicada al frente de la ciudad de Bermejo, en Bolivia, se observó que la mayor abundancia del vector ocurrió tres meses antes de un pico de casos de enfermos de malaria (Dantur Juri *et al*., 2009). De un estudio referido a la abundancia de *An. pseudopunctipennis* y *An. argyritarsis*, se sugirió que la primera especie fue más abundante en localidades cercanas a la frontera con Bolivia para la primavera, y la temperatura mínima media la variable climática que aumentaba su abundancia mientras que las precipitaciones acumuladas la disminuían (Dantur Juri *et al*., 2010).

Dantur *et al*. (2011) estudiaron el complejo de especies correspondiente a *An. pseudopunctipennis* mediante herramientas de morfometría clásica y moleculares. El análisis de los caracteres morfológicos de las hembras recolectadas en localidades del sur de Bolivia y noroeste de Argentina mostró que el efecto de las características de las ecoregiones fue mayor que el efecto de las distancias geográficas, diferenciando entre las poblaciones de Bolivia y de Argentina. Los patrones demográficos observados a través de los análisis moleculares de hembras adultas del noroeste del país sugieren que *An. pseudopunctipennis* desarrolló un solo proceso de colonización y que el haplotipo ancestral es compartido por todas las localidades del noroeste del país, indicando un flujo genético mitocondrial. Esto implica que si se aplican medidas de control químico sobre la especie, la susceptibilidad de las poblaciones sería equivalente en toda la región, pero también, que la emergencia de resistencia a insecticidas podría dispersarse regionalmente por el flujo génico (Dantur Juri *et al*., 2014a).

Dantur Juri *et al*. (2014b) llevaron a cabo una serie de investigaciones en diferentes hábitats acuáticos de las áreas periurbanas de la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán (23 ° 08 ' S 64 ° 20 ' O), El Oculto (23 ° 06 ' S 64 ° 30 ' O) y Aguas Blancas (22 ° 43 ' S 64 ° 22 ' O), ubicadas en el departamento Orán, provincia de Salta (Fig. 1). En la ciudad de Orán, los hábitats acuáticos fueron arroyos, un canal de irrigación, un canal de desagüe y charcos (Fig. 2), en El Oculto muestrearon en las márgenes del cauce principal y los brazos surgidos del río de montaña Anta Muerta (Fig. 3), y en las afueras de la localidad de Aguas Blancas, los ambientes muestreados fueron quebradas que terminaban en el río Bermejo (Fig. 4). Este estudio mostró que la especie más abundante fue *An. pseudopunctipennis* (34,36 %), seguida por *An. argyritarsis* (26,83 %), *An. evansae* (16,15 %) y *An. strodei* (15,32 %). Los autores señalaron que no se pudo establecer un patrón de abundancia generalizado para todos los sitios de muestreo, pero al considerar a todas las especies, la mayor abundancia de larvas se observó al final del verano, cuando disminuyeron las lluvias.

En el caso particular de *An. pseudopunctipennis*, la mayor abundancia se observó en la primavera, debido a la disponibilidad de cuerpos de agua con condiciones propicias para el desarrollo de esta especie. *Anopheles argyritarsis* fue más abundante durante el otoño, decreciendo la población durante el invierno aunque sin desaparecer y restableciéndose en primavera, mientras que *An. evansae* no presentó un patrón estacional definido. La mayor abundancia de *An. strodei* fue durante el otoño e invierno pero también se observaron estados inmaduros, en menor cantidad, durante la primavera y el verano. En el caso de las quebradas de montaña ubicadas en la frontera con Bolivia, la abundancia de anofelinos presentó un patrón más o menos semejante, con picos crecientes desde la primavera hasta el otoño y decrecientes durante el invierno.

La abundancia de las larvas de *An. pseudopunctipennis* se relacionó positivamente con la temperatura mínima media del aire tanto en la ciudad de Orán como en Aguas Blancas, donde por cada incremento de un grado centígrado, la abundancia de la especie aumentó 27 % y 40 %, respectivamente. Para ambas localidades, la temperatura del agua incrementó también la abundancia larval de *An. pseudopunctipennis* en un 19 % y 32 %, respectivamente. En El Oculto, la abundancia larval de esta especie disminuyó al aumentar la precipitación en un 1 %. Las otras especies de anofelinos que resultaron también influenciadas por las variables ambientales fueron *An. argyritarsis*, *An. evansae* y *An. strodei*. La primera aumentó su abundancia al acrecentar la temperatura mínima media tanto en Orán como en Aguas Blancas (39 % y 17 %, respetivamente). En el caso de *An. evansae*, por cada grado centígrado que aumentó la temperatura del agua en El Oculto y la temperatura mínima media del aire en Aguas Blancas, su abundancia larval se incrementó en un 10 % y 79 %, respectivamente. *An. strodei* se vio afectada significativamente en la ciudad de Orán por los incrementos de las temperaturas máxima y mínima media del aire y la temperatura del agua, aumentando así su abundancia en un 46 %, 11 % y 25 %, respectivamente, mientras que en El Oculto, la temperatura mínima media provocó un incremento de la población en un 83 %.

Supervivencia de los estados inmaduros de *Anopheles pseudopunctipennis* y *Anopheles argyritarsis*

El estudio de la supervivencia de los estados inmaduros de *An. pseudopunctipennis* y *An. argyritarsis* se planteó como una necesidad luego de observar su mayor abundancia en diferentes localidades del noroeste del país y al estar las dos especies incriminadas como vectores de malaria. Galante *et al*. (2014) recolectaron estados inmaduros de anofelinos en el río Rosario de la Frontera (25° 48' S 64° 58' O) en la provincia de Salta, en el río Vipos (26° 29' S 65° 21' O), en el dique El Cadillal (26° 42' S 65° 16' O), y en el río Potrero de las Tablas (26° 21' S 65° 21' O), en la provincia de Tucumán (Figura 1). Todos los hábitats compartieron las características de ser lóticos, de agua dulce y bien oxigenados, presentando en la superficie algas verdes del género *Spirogyra*. Las larvas de los primeros estadios fueron transportadas al laboratorio y criadas individualmente hasta la obtención de los adultos, para estudiar el tiempo de desarrollo de larva a pupa y de pupa a adulto, y medir la mortalidad en cada estado de desarrollo, en condiciones de laboratorio. Como resultado, los autores observaron una mayor proporción de pupas que mudaron a adultos que de larvas que mudaron a pupas, lo cual fue interpretado como una mayor mortalidad en el estado larval. Estos autores encontraron también, que la proporción de larvas que mudan a pupas aumenta progresivamente desde el cuarto día, observándose un comportamiento similar para la proporción de pupas que mudan a adultos. Además, observaron efectos de la localidad de origen de los estados inmaduros y de la estación climática en que se las recolectó tanto sobre la mortalidad como sobre la proporción que pasa de un estado al siguiente. Al considerar los hábitats acuáticos, se observó que en los ríos Rosario de la Frontera y Potrero de las Tablas, el efecto de las estaciones climáticas resultó significativo sobre la mortalidad de los individuos. En relación a dichas mortalidades, las de larvas y de pupas fueron significativamente más altas en el verano.

Los resultados obtenidos en los diferentes estudios llevados a cabo hasta el presente, constituyen una importante base de conocimientos sobre aspectos bionómicos de los estados inmaduros de especies de anofelinos durante las estaciones climáticas, a fin de poder diseñar un programa de control racional de la malaria en relación a los pocos casos importados reportados de la enfermedad. De las especies estudiadas, *An. pseudopunctipennis* fue la de mayor relevancia por su implicancia en la transmisión de la enfermedad; su mayor abundancia en primavera, debido a la disponibilidad de cuerpos de agua propicios para su desarrollo, tiene importancia desde un punto de vista epidemiológico, ya que para dicha estación climática comienzan a aparecer casos de enfermos. En relación a los mosquitos adultos, en la frontera con Bolivia se observó que la mayor abundancia de *An. pseudopunctipennis* fue también en la primavera. Entre las variables ambientales, las precipitaciones fueron el factor limitante que determinó una menor abundancia de la especie.

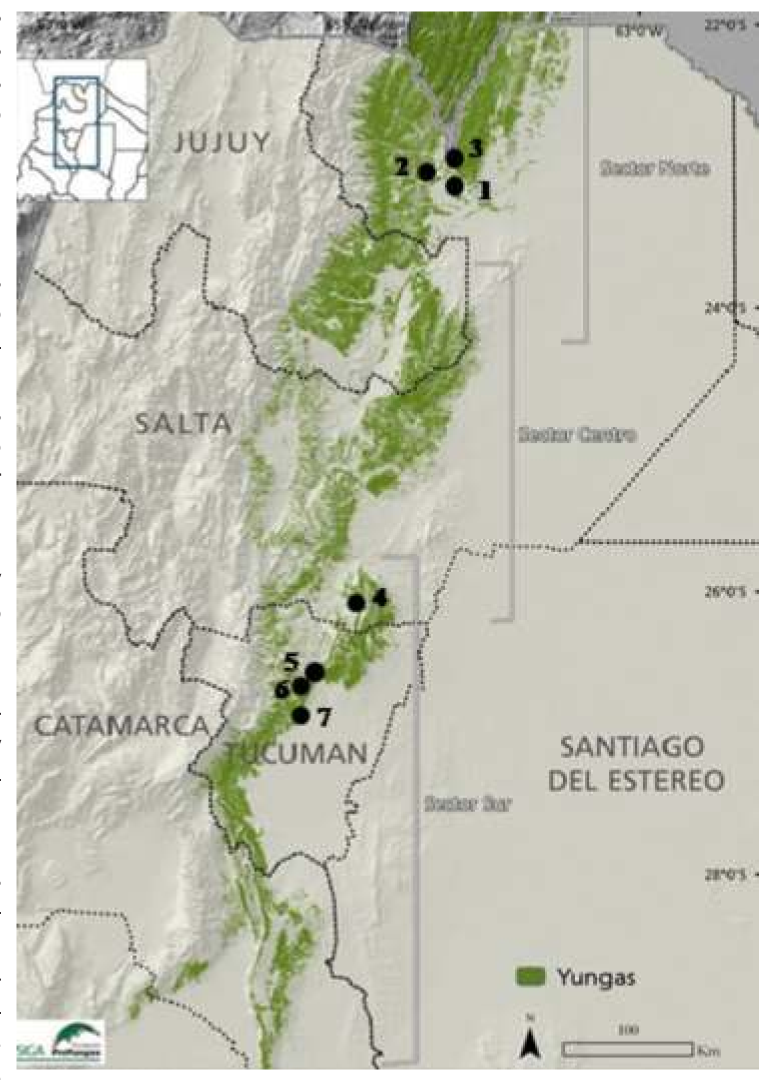


Figura 1. Ubicación geográfica de las localidades donde se recolectaron ejemplares anofelinos en la provincia de Salta: (1) San Ramón de la Nueva Orán, (2) El Oculto, (3) Aguas Blancas, (4) Rosario de la Frontera, y en la provincia de Tucumán: (5) Vipos, (6) El Cadillal, y (7) Potrero de las Tablas (extraído y modificado de SIGA/PROYUNGAS).

Figura 2. Hábitats acuáticos muestreados en la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán: A) arroyo, B) canal de irrigación, C) canal de desagüe y D) charco.



Figura 3. Hábitats larvales del Río Anta Muerta, El Oculto, provincia de Salta.



Figura 4. Hábitats larvales correspondientes a diferentes quebradas de montaña en las afueras de la localidad de Aguas Blancas.



Figura 5. Hábitats acuáticos ubicados en: A) río Rosario de la Frontera, provincia de Salta, B) río Vipos, C) dique El Cadillal, D) río Potrero de las Tablas, provincia de Tucumán.

Consideraciones finales

El conocimiento de la fauna de anofelinos en otras áreas biogeográficas de Argentina, resulta indispensable para establecer patrones ecológicos tanto generales como regionales de las diferentes especies, y de ese modo poder comprender la dinámica de las endemias y epidemias producidas por malaria. El estudio de las especies de anofelinos presentes en áreas templadas del país, la aparición de hábitats larvales y la proliferación de algunas especies respecto de otras en relación al grado de modificación del ambiente (como por ejemplo por desforestación), y poder determinar si existe algún grado de sinantropismo de algunas especies de anofelinos, es información valiosa y de suma utilidad para la implementación de cualquier programa enfocado al control de las especies.

Tabla 1. Características de los ambientes acuáticos donde fueron encontrados los estados inmaduros de anofelinos de acuerdo a García y Ronderos (1962).

Especie de anofelino	Tipo de cuerpo de agua	Presencia de algas/vegetación	Exposición a la luz solar	Turbidez	Asociación con otras especies
An. neomaculipalpus	Charcos de desborde, acumulaciones pluviales, esteros y lagunas	Escasas algas y abundante vegetación acuática	Mayormente iluminados o con poca sombra	Sin afectarles la turbidez	*An. triannulatus y An. albitarsis*
An. apicimacula	Arroyos y ríos de corriente suave o charcos de lluvia	Presencia de vegetación acuática	Ligeramente sombreados		
An. fluminensis	Charcos de lluvia o de desborde		Sombreados	Con abundante materia orgánica	
An. pseudopunctipennis	Arroyos, acequias, bañados y cuerpos de agua fresca de corrientes suaves	Con algas verdes filamentosas		Preferentemente claras	
An. albitarsis	Charcos de desborde, de lluvias, manantiales, lagunas	Con abundante vegetación	Preferentemente soleados		
An. argyritarsis	Acequias, manantiales	Con o sin vegetación			*An. triannulatus, An. albitarsis, An. darlingi, An. pseudopunctipennis y An. neomaculipalpus*
An. darlingi	Lagunas, esteros, huellas de animales	Con o sin vegetación	Muy variable	Muy variable	
An. evansae	Cuerpos de agua de todo tipo	Con o sin vegetación		Ausentes en elevada salinidad	
An. triannulatus	Cuerpos de agua estancadas, ríos y arroyos de escasa corriente	Con o sin vegetación	Semisombra o escasa luminosidad		
An. rondoni	Esteros, lagunas, charcos de desborde	Con vegetación	Semisombra	Variable	

Bibliografía

1. Aitken THG. 1945. Studies on the anopheline complex of western America. Univ California Publ Entomol. 7: 273-364.
2. Almirón WR, Brewer ME. 1996. Classification of Immature Stage Habitats of Culicidae (Diptera) Collected in Córdoba, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 91: 1-9.
3. Bachmann A. 1921. Programa de lucha para llevar a cabo en Famaillá contra el *Anopheles*. An Dep Nac Hig Bs As. 5: 117-137.
4. Bejarano JFR. 1953. Áreas palúdicas de la República Argentina. Primeras Jornadas Entomoepidemiológicas Argentinas. 275-304.
5. Campos, RE. 1997. Comportamiento estacional de dos especies de *Anopheles* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 56: 31-32.
6. Dantur Juri MJ, Zaidenberg M, Almirón, WR. 2005. Distribución espacial de *Anopheles* (*Anopheles*) *pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) en un área palúdica de las Yungas de Salta, Argentina. Rev Saúde Pública. 39: 565-570.
7. Dantur Juri MJ, Zaidenberg M, Claps GL, Santana M, Almirón WR. 2009. Malaria transmission in two localities in north-western Argentina. Mal J. 8: 18.
8. Dantur Juri MJ, Claps GL, Santana M, Zaidenberg M, Almirón WR. 2010. Abundance patterns of *Anopheles pseudopunctipennis* and *Anopheles argyritarsis* in northwestern Argentina. Acta Trop. 115: 234-241.
9. Dantur Juri MJ, Liria J, Navarro JC, Rodríguez R, Fritz G. 2011. Morphometric variability of *Anopheles* (*Anopheles*) *pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) from different ecoregions of Argentina and Bolivia. Flor Entomol. 94: 428-438.
10. Dantur Juri MJ, Moreno M, Prado Izaguirre MJ, Navarro JC, Zaidenberg MO, Almirón WR, Claps GL, Conn JE. 2014a. Demographic history and population structure of *Anopheles pseudopunctipennis* in Argentina based on the mitochondrial COI gene. Parasit Vectors. 7: 423.
11. Dantur Juri MJ, Galante GB, Zaidenberg M, Almirón WR, Claps GL, Santana M. 2014b. Longitudinal study of the species composition and spatio-temporal abundance of *Anopheles* larvae in a malaria risk area in Argentina. Flor Entomol. 97: 1167-1181.
12. Faran ME, Linthicum KJ. 1981. A handbook of the Amazonian species of *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) (Diptera: Culicidae). Mosq Syst. 13: 1-81.
13. Fernández-Salas I, Roberts DR, Rodríguez MH, Marina-Fernández CE. 1994. Bionomics of larval populations of *Anopheles pseudopunctipennis* in the Tapachula foothills area, southern Mexico. J American Mosq Control Assoc. 10: 477-486.
14. Forattini OP. 1962. Entomología Médica. Vol. 1, Parte General, Diptera, Anophelini, Fac. Higiene Saude Públic. Dep. Parasitología, São Paulo. 622 pp.
15. Galante GB, Santana M, Veggiani Aybar CA, Dantur Juri MJ. 2014. Survival of the immature stages of the malaria vectors *Anopheles pseudopunctipennis* and *Anopheles argyritarsis* (Diptera: Culicidae) in Northwestern Argentina. Flor Entomol. 97:191-202.
16. García M, Ronderos RA. 1962. Mosquitos de la República Argentina. I. Tribu Anophelini (Diptera-Culicidae-Culicinae). An B Aires Corn Invest Cient. 3: 103-212.
17. Hoffmann CC, Samano AB. 1938. Los criaderos invernales de *Anopheles pseudopunctipennis* en el estado de Oaxaca. An Inst Biol. 9: 182-192.
18. Manguin S, Roberts DR, Peyton EL, Rejmankova E, Pecor J. 1996. Characterization of *Anopheles pseudopunctipennis* larval habitats. J American Mosq Control Assoc. 12: 619-626.
19. Paterson GC. 1911. Las fiebres palúdicas en Jujuy. An Depto Nac Higiene. 18: 29-57.
20. Petrocchi J. 1924. Las especies argentinas del género *Anopheles*. Physis. 7: 139.
21. Rejmankova E, Savage HM, Rejmanek M, Arredondo-Jimenez JI, Roberts DR. 1991. Multivariate analysis of relationships between habitats, environmental factors and occurrence of anopheline mosquito larvae *Anopheles albimanus* and *An. pseudopunctipennis* in southern Chiapas, Mexico. J Appl Ecol. 28: 827-841.
22. Rejmankova E, Roberts DR, Harbach RE, Pecor J, Peyton EL, Manguin S, Krieg R, Polanco J, Legters L. 1993. Environmental and regional determinants of *Anopheles* (Diptera: Culicidae) larval distribution in Belize, Central America. Environ Entomol. 22: 978-992.
23. Savage HM, Rejmankova E, Arredondo-Jiménez JI, Roberts DR, Rodríguez MH. 1990. Limnological and botanical characterization of larval habitats for two primary malarial vectors, *Anopheles albimanus* and *An. pseudopunctipennis*, in coastal areas of Chiapas State, Mexico. J American Mosq Control Assoc. 6: 612-620.
24. Shannon RC, Davis NC. 1927. Condiciones de reproducción de *Anopheles pseudopunctipennis* en la provincia de Tucumán durante la estación seca. Rev Inst Bact. 4: 662-676.
25. Sinka ME, Rubio-Palis Y, Manguin S, Patil AP, Temperley WH, Gething PW, Van Boeckel T, Kabaria CW, Harbach RE, Hay SI. 2010. The dominant *Anopheles* vectors of human malaria in the Americas: occurrence data, distribution maps and bionomic précis. Parasit Vectors. 10: 3: 72
26. Stein M, Ludueña-Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011. Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 400-407.
27. Tadei WP, Thatcher BD. 2000. Malaria vectors in the Brazilian Amazon: *Anopheles* of the subgenus *Nyssorhynchus*. Rev Inst Med Trop S Paulo. 42: 87-94.
28. Zimmerman RH. 1992. Ecology of malaria vectors in the Americas and future direction. Mem Inst Oswaldo Cruz. 87: 371-383.

Mosquitos que crían en cuerpos de agua permanentes (Subfamilia Culicinae)

M. Victoria **Cardo**

Laboratorio de Ecología de Enfermedades Transmitidas por Vectores (2eTV), Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín - CONICET. San Martín, Buenos Aires.

mcardo@unsam.edu.ar

Los cuerpos de agua permanentes son hábitats para los inmaduros de muchas especies de mosquitos, cuya bionomía en general se encuentra íntimamente asociada con la presencia de macrófitas. En Argentina, hay citadas 77 especies de mosquitos del género *Culex*, 10 de *Coquillettidia*, 9 de *Uranotaenia*, 5 de *Mansonia* y 1 de *Aedeomyia*, muchas de las cuales utilizan estos ambientes de forma parcial o exclusiva para el desarrollo de los estados inmaduros. En este capítulo, se presenta una actualización de la información disponible en Argentina sobre distintos aspectos ecológicos de las especies de dichos géneros que crían en cuerpos de agua permanentes a nivel del suelo, tanto naturales como artificiales, tales como lagunas, canales, zanjas y charcos. La información se encuentra organizada por región geográfica, y dentro de la Región Pampeana se dedica una sección especial a los estudios realizados en humedales, debido a la importancia de estos ambientes respecto a superficie y funcionalidad, en términos de procesos y servicios ecológicos, y a su estrecha relación con los mosquitos. Por último, se discuten cuestiones referidas a los trabajos realizados y áreas de información vacante vinculadas al conocimiento de la fauna de culícidos de cuerpos de agua permanentes en Argentina.

Introducción

En este capítulo abordaremos los cuerpos de agua permanente como sitios de cría de mosquitos. Entendemos aquí por permanentes a los cuerpos de agua lénticos en el suelo, tanto naturales como artificiales, en los cuales el nivel del agua puede sufrir fluctuaciones pero que no llegan a secarse en ningún momento del año, y que presentan en muchos casos una carpeta vegetal compuesta por macrófitas. Algunos ejemplos son charcos permanentes, lagunas, canales y zanjas. Estos ambientes son colonizados por una gran variedad de mosquitos, con alguna de las siguientes estrategias de oviposición: (a) adhieren los huevos a la vegetación, generalmente debajo de la superficie del agua (*Aedeomyia*, *Coquillettidia* y *Mansonia*); (b) depositan balsas flotantes sobre la superficie del agua (*Culex* y *Uranotaenia*); o (c) depositan huevos en forma individual en la superficie del agua (*Anopheles* y *Chagasia*). A continuación, nos referiremos a los géneros incluidos en las estrategias a y b. Los correspondientes a la estrategia c (Familia Anophelinae) fueron tratados en detalle en el capítulo 8.

Aedeomyia: Es un género pantropical cuyo tipo es *Aedeomyia* (*Aedeomyia*) *squamipennis*, única especie presente en la Región Neotropical. Se trata de un taxón muy antiguo (Reidenbach *et al*., 2009) con apenas seis especies, de las cuales tres están presentes en la Región Etiópica, una en las Regiones Oriental y Australiana y otra solamente en Australia. *Aedeomyia squamipennis* es fácil de diferenciar a simple vista de los otros culícidos tanto en el estado adulto, por su peculiar manera de reposar para picar y al posarse sobre superficies planas, como en los estadios larvales, en los cuales la antena está fuertemente curvada y es más larga que la cápsula cefálica. Las hembras son preferentemente ornitófilas.

Los estados inmaduros se encuentran principalmente en cuerpos de agua lénticos, tales como pantanos y charcos permanentes con abundante vegetación acuática, pero también han sido recolectados en las márgenes de ríos y arroyos. Las larvas pueden estar sumergidas por largos períodos, y se sospecha que son capaces de realizar respiración cuticular a través de las antenas (Tyson, 1970).

Mansonia: Es un género de amplia distribución cuyos estados inmaduros se encuentran asociados con la presencia de macrófitas. Los huevos son puestos debajo de la superficie del agua, adheridos a la cara inferior de las hojas. Tanto las larvas como las pupas poseen modificaciones de sus órganos respi-

ratorios (sifones y trompetas, respectivamente) que les permiten adherirse a las plantas acuáticas y obtener aire de su aerénquima. En esta condición, las larvas se alimentan de materia orgánica suspendida por filtración a través de sus cepillos bucales. Las pupas se desprenden de la vegetación y flotan hacia la superficie del cuerpo de agua previo a la emergencia de los adultos. Numerosas especies de plantas, tanto arraigadas como flotantes, han sido asociadas con distintas especies del género. Entre ellas, *Pistia stratiotes* Linnaeus (Araceae), considerada la tercer maleza de importancia a nivel mundial, aloja numerosas especies de *Mansonia* en África, Asia y América (Lounibos y Escher, 1985).

La vegetación acuática no sólo provee oxígeno a los estados inmaduros de *Mansonia* sino también refugio de potenciales depredadores. Hace más de 50 años, Van den Assem (1958) observó que en ausencia de plantas, distintos depredadores consumían larvas de *Mansonia* y *Culex* por igual, en tanto que en presencia de *Pistia* sp., las larvas de *Culex* eran consumidas a una tasa mayor que las de *Mansonia* (entre 6 y 35 veces más, dependiendo de la especie de depredador). El alto grado de protección contra la depredación que las especies vegetales les brindan a estos mosquitos, se debería a que las larvas, al estar adheridas a la vegetación, pueden mantenerse inmóviles (a excepción de sus cepillos bucales) y ser así menos perceptibles. Años más tarde, Lounibos *et al.* (1992) observaron una mayor depredación de *Mansonia* por el pez *Gambusia holbrooki* Girard (Poeciliidae) en ambientes iluminados comparados con ambientes sombreados, sugiriendo la importancia de la visión en la captura de los estados inmaduros por parte de estos depredadores. El sombreado producido por las hojas de las plantas flotantes disminuiría la cantidad de luz, favoreciendo la supervivencia de las larvas, que de todas maneras son consumidas a baja proporción tanto cuando se encuentran adheridas a la vegetación como cuando nadan libremente.

Dentro del género se distinguen dos subgéneros, *Mansonia* y *Mansonioides*. El primero es de distribución neotropical, y algunas de las especies comprendidas en él alcanzan el extremo sur de la Región Neártica. Actualmente, de las 25 especies conocidas se reconocen 5 especies para Argentina, todas incluidas en dicho subgénero (Rossi, 2015). En particular, *Mansonia indubitans* y *Mansonia titillans* comparten un amplio rango geográfico, siendo Buenos Aires el límite sur de su distribución. Las hembras de ambas especies son hematófagas muy agresivas y pueden picar a grandes distancias de los hábitats en donde crían los estados inmaduros (lagunas, lagos y pantanos).

Coquillettidia: Este género completa, junto con el desarrollado anteriormente, la tribu Mansoniini Belkin. Incluye 57 especies agrupadas en 3 subgéneros: *Austromansonia* Belkin (una única especie), *Coquillettidia* (43 especies) y *Rhynchotaenia* (13 especies). Sólo el último está representado en la Región Neotropical, con 10 especies en Argentina (Rossi, 2015). Aunque muy poco ha sido investigado sobre este subgénero, la bionomía de los inmaduros es similar a la descripta para el género *Mansonia*, habiendo algunos registros de larvas asociadas a ambientes con vegetación flotante y emergente tales como pantanos, lagunas y lagos.

Culex: Este género incluye un gran número de especies (cerca de 770), distribuidas en todas las regiones geográficas. Actualmente, en Argentina se registran 77 especies organizadas en ocho subgéneros; los más representados son *Melanoconion* y *Culex*, con 33 y 29 especies respectivamente (Rossi, 2015).

Los estados inmaduros se encuentran principalmente en cuerpos de agua permanente y semipermanente, pero algunas especies crían exclusivamente en fitotelmata, huecos en las piedras y hasta en cuevas de cangrejos. Otras especies son generalistas en sus requerimientos de hábitat y utilizan distintos tipos de criadero, tanto naturales como artificiales (Bentley y Day, 1989). Las hembras se alimentan principalmente durante la noche, muchas especies atacan al hombre y otros mamíferos, y pueden también picar aves e incluso anfibios y reptiles (Clements, 1992).

Uranotaenia: Este género nuclea 267 especies a nivel mundial; son mosquitos pequeños, de belleza llamativa por presentar en muchos casos escamas plateadas con reflejos azulados. Está organizado en dos subgéneros, *Uranotaenia* y *Pseudoficalbia*; sólo el primero tiene representantes en Argentina, con nueve especies citadas (Rossi, 2015).

Las especies del subgénero *Uranotaenia* habitan principalmente en áreas tropicales y subtropicales de las Regiones Afrotropical, Australasia, Neotropical y Oriental. Los inmaduros crían mayormente en cuerpos de agua en el suelo, incluyendo márgenes de arroyos, lagos, lagunas y charcos con vegetación acuática, en general poco profundos y expuestos al sol. Las hembras se alimentan de sangre de anfibios, aves y mamíferos pero no suelen ser atraídas por los humanos (Clements, 1992). La poca información existente de la Región Neotropical podría deberse a su escasa importancia sanitaria.

Estado de situación en Argentina

Un excelente resumen cronológico del estudio de los mosquitos argentinos desde sus orígenes puede encontrarse en Campos y Maciá (1998). De los trabajos pioneros de fin del siglo XIX y principios del XX, los cuales trataban principalmente de distribución geográfica y cuestiones taxonómicas, puede obtenerse cierta información referida a las especies de cuerpos de agua permanentes a partir de las notas sobre hábitats de colecta de los inmaduros. Desde entonces se realizaron numerosos trabajos con enfoques más diversos. En este capítulo, dicha información se presenta compilada por regiones, siguiendo la clasificación del Instituto Nacional de Estadísticas y Censos (INDEC, Fig. 1).

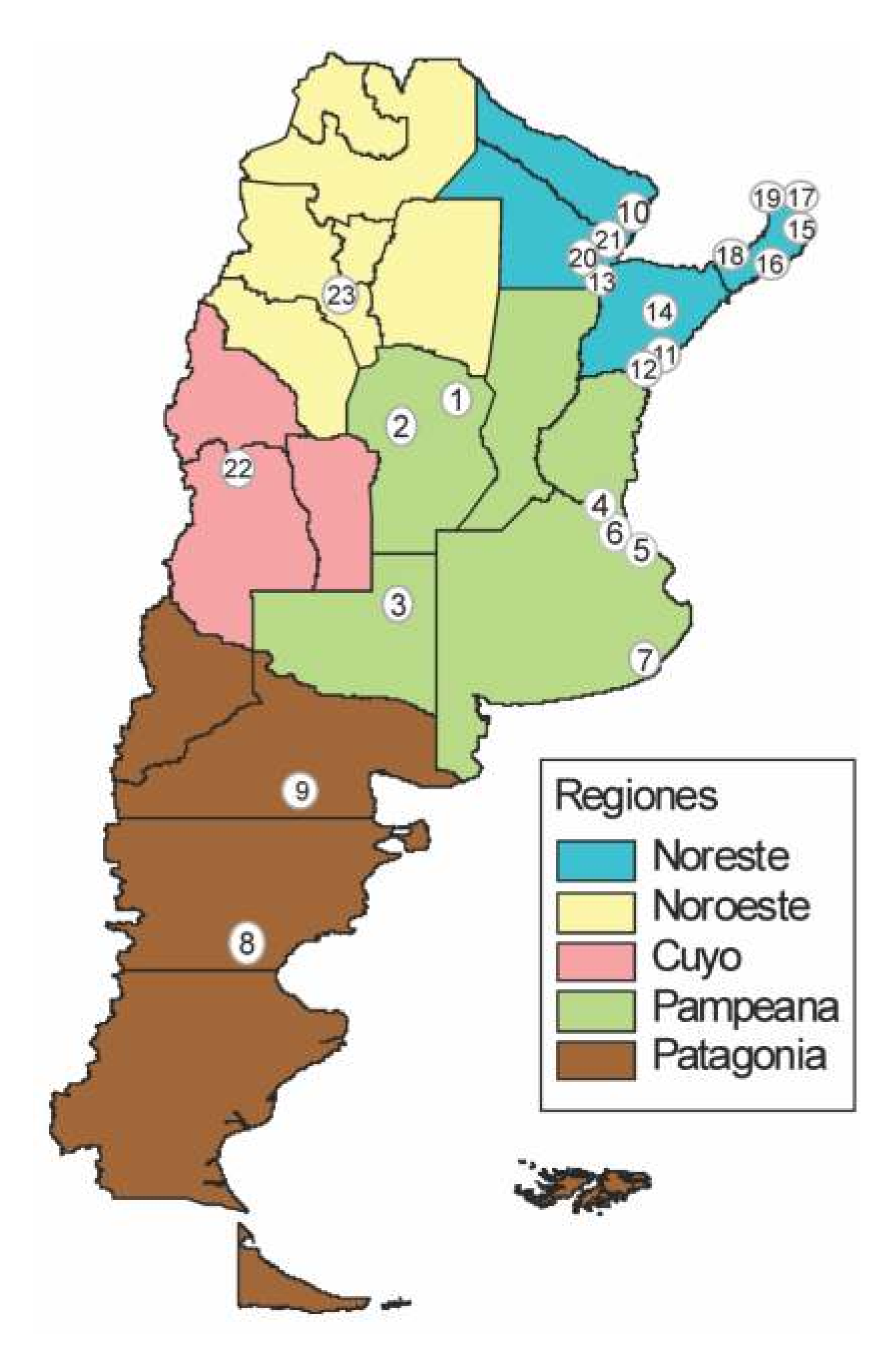


Figura 1: Regionalización de Argentina según el Instituto Nacional de Estadísticas y Censos. Los números indican los sitios mencionados en el texto, en orden de aparición (ver Tabla 1 para las coordenadas geográficas). 1) Laguna Mar Chiquita, Córdoba; 2) Ciudad de Córdoba, Córdoba; 3) Toay, La Pampa; 4) Delta del Paraná, Buenos Aires-Entre Ríos 5) Punta Lara, Buenos Aires; 6) Reserva Ecológica Costanera Sur, Ciudad Autónoma de Buenos Aires; 7) General Pueyrredón, Buenos Aires; 8) Sarmiento, Chubut; 9) Meseta de Somuncurá, Río Negro 10) Ciudad de Formosa, Formosa; 11) 10 km al sur de Monte Caseros, Corrientes; 12) 1,5 km al sur de Mocoretá, Corrientes; 13) Resistencia, Chaco; 14) Reserva Provincial Iberá, Corrientes; 15) Bernardo de Irigoyen, Misiones; 16) El Soberbio, Misiones; 17) Comandante Andresito, Misiones; 18) Posadas, Misiones; 19) Puerto Iguazú, Misiones; 20) cercanías de la ciudad de Resistencia, Chaco; 21) RN 11, km 1031, Chaco; 22) Ciudad de Mendoza, Mendoza; 23) La Puerta, Catamarca.

Tabla 1. Coordenadas geográficas de las regiones de Argentina según el Instituto Nacional de Estadísticas y Censos.

Punto	Descripción	Coordenada sur	Coordenada oeste	Citado en
1	Laguna Mar Chiquita, Córdoba	No especifica	No especifica	Ludueña Almeida *et al*. (2004)
2	Ciudad de Córdoba, Córdoba	No especifica	No especifica	Pires y Gleiser (2010)
3	Toay, La Pampa	36°42' 1"	64°24'35"	Diez *et al*. (2011)
4	Delta del Paraná, Buenos Aires	No especifica	No especifica	Cardo *et al*. (2011)
5	Punta Lara, Buenos Aires	34° 51' 53"	57° 52' 23"	Ronderos *et al.* (1992)
6	Reserva Ecológica Costanera Sur, C.A.B.A	34°36' 27"	58° 21' 06"	Fontanarrosa *et al*. (2004); Mulieri *et al*. (2005); Torreta *et al*. (2006)
7	General Pueyrredón, Buenos Aires	38°00'	57° 33'	Díaz-Nieto *et al.* (2013)
8	Sarmiento, Chubut	No especifica	No especifica	Burroni *et al*. (2007)
9	Meseta de Somuncurá, Río Negro	No especifica	No especifica	Rossi y Vezzani (2011)
10	Ciudad de Formosa, Formosa	26° 4'	58° 8'	Darsie *et al*. (1991)
11	10 km al sur de Monte Caseros, Corrientes	No especifica	No especifica	Ronderos *et al.* (1991)
12	1,5 km al sur de Mocoretá, Corrientes	No especifica	No especifica	Ronderos *et al.* (1991)
13	Resistencia, Chaco	27° 30'	59°	Oria *et al*. (1999); Stein *et al*. (2011)
14	Reserva Provincial Iberá, Corrientes	No especifica	No especifica	Oscherov *et al.* (2007)
15	Bernardo de Irigoyen, Misiones	26° 16' 13"	53° 39' 28"	D´Oria *et al*. (2010)
16	El Soberbio, Misiones	27° 17' 8"	54° 11' 48"	D´Oria *et al*. (2010)
17	Comandante Andresito, Misiones	25°36'	53° 59'	D´Oria *et al*. (2010)
18	Posadas, Misiones	27° 25' 11"	55° 51' 41"	D´Oria *et al*. (2010)
19	Puerto Iguazú, Misiones	25°35' 28"	54° 33' 38"	D´Oria *et al*. (2010)
20	Cercanías de la ciudad de Resistencia, Chaco	27° 26'	58° 55'	Stein *et al.* (2011)
21	RN 11, km 1031, Chaco	27° 0'	58° 58'	Stein *et al.* (2011)
22	Ciudad de Mendoza, Mendoza	32°29'	68° 31'	Darsie *et al.* (1991)
23	La Puerta, Catamarca	28° 1' 11,7"	65° 48' 40,7"	Laurito *et al*. (2013)

La distribución de los estados de desarrollo acuáticos de los mosquitos es en parte consecuencia del comportamiento de oviposición de las hembras, el cual está vinculado a factores ambientales que operan a múltiples escalas, desde el microambiente hasta el paisaje. Por ello, los cambios que el hombre realiza en la utilización de la tierra tienen un fuerte impacto sobre la disponibilidad de distintos tipos de hábitats acuáticos y las condiciones locales que afectan la composición de especies (Norris, 2004). Dichos cambios pueden crear condiciones favorables para la proliferación de sitios de cría de mosquitos, pero no necesariamente llevar a densidades más altas, porque también puede alterarse la comunidad de macroinvertebrados asociada, con la cual los mosquitos interactúan a través de vínculos de competencia y depredación (ej. Mokany y Shine, 2002).

Entre los ambientes amenazados por los cambios en el uso de la tierra en Argentina, se destacan los humedales, cuyo territorio ha sido extensamente forestado y urbanizado y que además ha sufrido la introducción de ganadería por desplazamiento de esta actividad causada por la incesante expansión de la frontera agrícola. Los mosquitos son los habitantes más controversiales de estos ambientes, en los cuales coexisten con otros taxones incluidos en programas de conservación, enfrentándonos al conocido dilema entre controlar y conservar. Históricamente, la destrucción de los humedales fue justificada como una forma de reducir los hábitats para los estados inmaduros de mosquitos y de esa manera disminuir el riesgo de enfermedades. Sin embargo, el drenaje de humedales no sólo reduce el área de los ambientes sino que también aumenta el aislamiento entre los fragmentos remanentes y ambas variables, tanto el área total de los humedales como su aislamiento en el paisaje, pueden influir en la densidad local de mosquitos directa e indirectamente. De forma directa, al afectar su habilidad para colonizar dichos hábitats o al alterar la disponibilidad de recursos; de manera indirecta, por interacciones en la cadena alimentaria. Por ejemplo, Chase y Shulman (2009) inspeccionaron las densidades de mosquitos y depredadores en lagunas sin peces con distinto grado de conectividad y encontraron que, al aumentar el aislamiento, la biomasa de depredadores disminuyó en tanto que la densidad de *Culex* sp. aumentó. Este resultado fue confirmado en mesocosmos experimentales, en los cuales los más aislados presentaron menos depredadores y más mosquitos que los mejor conectados.

Por estas consideraciones, dentro de la Región Pampeana se incluye una sección especial dedicada a los humedales.

Región Pampeana

Un intenso y fructífero trabajo se viene desarrollando hace años sobre los culícidos de la provincia de Córdoba. Allí, Almirón y Brewer (1996) realizaron colectas de inmaduros en sus tres regiones fitogeográficas (Chaqueña, Espinal y Pampa). Reportaron la presencia de inmaduros de *Culex mollis* en charcos permanentes y de *Uranotaenia lowii* en márgenes de lagos y lagunas y en ambientes soleados con presencia de vegetación acuática. Por su parte, *Ma. titillans* se encontró en lagunas en asociación con *Pistia* sp., en charcos permanentes y en diques y bordes de arroyos adherida a *Eichhornia* Kunth (Pontederiaceae), *Ipomoea* Linnaeus (Convolvulaceae) y raíces de pastos. En bordes de lagunas también se recolectaron *Culex acharistus* y *Culex dolosus*.

Posteriormente, Ludueña Almeida *et al*. (2004) presentaron un listado de la culicidofauna del arco sur de la laguna de Mar Chiquita, Córdoba (Fig. 1). Se recolectaron larvas y adultos pero no hay especificaciones de qué especies fueron capturadas como inmaduros ni en qué tipos de cuerpos de agua. El listado incluye *Ad. squamipennis*, ocho especies de *Culex* (*Cx. acharistus*, *Cx. bidens*, *Cx. brethesi*, *Cx. chidesteri*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi*, *Cx. pipiens s.l.* y *Cx. saltanensis*), *Ma. titillans* y tres especies de *Uranotaenia* (*Ur. apicalis*, *Ur. lowii* y *Ur. nataliae*). Aunque no es posible saber si dichas especies fueron colectadas en la laguna o en otros tipos de ambientes, las características biológicas de muchas de ellas, en particular de los géneros *Aedeomyia*, *Mansonia* y *Uranotaenia*, hacen suponer que son parte de la fauna de la laguna permanente. Unos años más tarde, Visintin *et al*. (2009) recolectaron *Ma. indubitans* por primera vez para el área de la laguna. En el mismo trabajo, extendieron el límite sur de la distribución de *Culex educator* de subtropical a templado, registrándolo por primera vez para la provincia de Córdoba, lo mismo que para *Mansonia humeralis*.

Pires y Gleiser (2010) reportaron la presencia de cuatro especies en cuerpos de agua permanentes de la ciudad de Córdoba (Fig. 1): *Cx. dolosus*, *Cx. maxi*, *Culex quinquefasciatus* y *Ma. indubitans*. Los canales y drenajes permanentes mostraron las mayores densidades de larvas, siendo generalmente *Cx. quinquefasciatus* la única especie presente.

En La Pampa, utilizando diferentes técnicas de muestreo, Diez *et al*. (2011) hallaron 16 especies, 6 más que las conocidas hasta ese momento. En una laguna permanente de la localidad de Toay (Fig. 1) reportaron la presencia de *Culex interfor*, *Culex lahillei*, *Cx. maxi*, *Cx. saltanensis* y *Culex tatoi*.

Humedales en la región. La región pampeana alberga diversos humedales de gran importancia a nivel nacional, entre los que se cuentan el delta del Río Paraná y la franja costera marítima. En estos ambientes, el agua es el principal factor controlador del medio y la vida vegetal y animal asociada a él; suelen permanecer en condiciones de anegamiento o inundación con aporte de agua marina, fluvial, pluvial o freática. Son ecosistemas muy apreciados, ya que tienen un alto grado de productividad y proporcionan hábitat para gran variedad de especies, además de proveer servicios tales como tratamiento de desechos, suplemento de agua, áreas de recreación y regulación de disturbios. Sin embargo, se encuentran entre los ecosistemas más amenazados del mundo, a causa de la desecación, conversión, contaminación y sobreexplotación de sus recursos (Kandus *et al*., 2006).

Por sus características, los humedales presentan gran abundancia y diversidad de hábitat de cría para los mosquitos (Dale y Knight, 2008). Paradójicamente, el conocimiento de su fauna de culícidos se encontraba hasta hace algunos años pobremente estudiada. En particular, los estudios de mosquitos en el delta del Río Paraná (Fig. 1) se limitaban a los trabajos pioneros de Prosen *et al.* (1960) y García y Casal (1965), y a un trabajo que evaluó los patrones de actividad diaria y estacional de mosquitos adultos atraídos por cebo humano (Loetti *et al.*, 2007), hasta que Cardo *et al.* (2013) estudiaron la composición específica y abundancias relativas de especies de mosquitos en cuerpos de agua temporarios y permanentes a lo largo de una transecta latitudinal. Las especies presentes en cuerpos de agua permanentes (canales, aguadas y antiguos canales de marea), número de muestras y cantidad de sitios (sobre un total de 11 sitios inspeccionados) fueron: *Ad. squamipennis* [26 muestras - 6 sitios], cinco especies de *Culex* (*Cx. bidens* [2-2], *Cx. chidesteri* [1-1], *Cx. dolosus s.l.* [15-5], *Cx. intrincatus* [6-3] y *Cx. maxi* [10-4]), dos especies de *Mansonia* (*Ma. indubitans* [15-6] y *Ma. titillans* [5-1]) y dos especies de *Uranotaenia* (*Ur. nataliae* [5-1] y *Ur. pulcherrima* [14-6]). *Aedeomyia* presentó la mayor abundancia relativa y una amplia distribución, en tanto que *Culex* fue el género más rico en cantidad de especies, con dominancia de *Cx. dolosus s.l.* y *Cx. maxi.* Por su parte, tanto para *Mansonia* como para *Uranotaenia* una especie presentó alta abundancia y distribución mientras que la otra se registró en un único sitio de muestreo. Contrariamente a lo verificado en ambientes temporarios, en los cuerpos de agua permanentes el recambio fue bajo; esto podría deberse a una mayor uniformidad de condiciones

microambientales de este tipo de ambiente dada por su mayor tamaño y profundidad. Así, las zanjas del bajo delta bonaerense y las aguadas y antiguos canales de marea del bajo delta entrerriano cumplirían el mismo rol funcional, ofreciendo un hábitat acuático estable con vegetación flotante, que alberga a los inmaduros del mismo conjunto de especies a lo largo de la transecta examinada. Si bien existe un ensamble regional de especies más o menos fijo, la estructura de las comunidades es altamente dinámica y depende en gran medida del régimen hidrológico y de las condiciones climáticas particulares de cada período de estudio.

En la Reserva Selva Marginal de Punta Lara (Fig. 1), parte del ecotono subtropical pampásico en la ribera del Río de la Plata y sujeta al mismo régimen climático que el delta del Paraná, Ronderos *et al*. (1992) realizaron capturas de adultos utilizando trampas CDC durante un año. Entre los especímenes colectados, reportaron la presencia de 12 especies de *Culex* (*Cx. apicinus*, *Cx. bidens*, *Cx. brethesi*, *Cx. chidesteri*, *Cx. dolosus*, *Cx lahillei*, *Cx. maxi*, *Cx. mollis*, *Cx. pipiens*, *Cx. idottus*, *Cx. intrincatus* y *Cx. imitator*), dos de *Mansonia* (*Ma. indubitans* y *Ma. titillans*) y tres de *Uranotaenia* (*Ur. lowii*, *Ur. nataliae y Ur. pulcherrima*). Tanto la riqueza como la diversidad específica mostraron importantes variaciones estacionales. Según los autores, este comportamiento es característico de un sistema de escasa estabilidad temporal y baja interdependencia biótica, mayormente influenciado por factores densoindependientes (principalmente físico-climáticos). En este sentido, reportaron la asociación positiva entre la abundancia relativa de *Cx. brethesi* y las temperaturas máxima y mínima, y de *Cx. dolosus* con la mínima. Sin embargo, también se verificaron numerosas correlaciones positivas significativas entre especies, particularmente dentro del género *Culex*. Con respecto a la ocurrencia de las especies de *Mansonia*, afirmaron que su variación estacional dependería estrictamente del reclutamiento del sustrato vegetal en el cual se crían sus larvas (*P. stratiotes*).

Pocos años después, en la misma reserva Maciá *et al*. (1997) estudiaron la variación estacional de tres especies de *Culex* y sus parásitos y patógenos durante dos años. Para la recolección de larvas, los autores seleccionaron cuatro cuerpos de agua permanentes, dos dentro de la selva y dos en el pastizal. Como resultado de los muestreos, capturaron las mismas 12 especies de *Culex* que Ronderos *et al*. (1992) y de las 3 más abundantes (*Cx. dolosus, Cx. maxi* y *Cx. intrincatus*) presentaron información detallada sobre su estacionalidad. Los estados preimaginales de *Cx. dolosus* se recolectaron en el 79 % de los muestreos en alta abundancia, estando presentes en todos los meses del año. En el verano del primer año la población fue escasa, aumentó desde marzo hasta julio y luego decreció en agosto y septiembre, para aumentar nuevamente en octubre y noviembre, momento donde se registraron los picos poblacionales. Las lluvias no influirían en esta dinámica estacional, dado que el nivel de los criaderos estudiados dependió de las mareas del Río de la Plata. Se recolectaron inmaduros tanto en criaderos dentro de la selva como en el pastizal, por lo cual los autores concluyen que en áreas naturales, la especie no tendría preferencia por algún tipo de ambiente en particular. Por el contrario, en zonas urbanas Campos *et al*. (1993) observaron que *Cx. dolosus* se encontraba fundamentalmente en criaderos de aguas limpias y sin polución, ocupando los menos influenciados por la acción humana.

Siguiendo con los resultados publicados por Maciá *et al.* (1997), los estados preimaginales de *Cx. maxi* fueron recolectados solamente en el 10 % de los muestreos y en baja abundancia. La presencia de larvas se restringió al periodo enero-abril. Uno de los criaderos ubicados en el interior de la selva aportó el 95,5 % del total capturado en ambos años. El 79,5 % de las larvas fue recolectado durante el segundo año, contrariamente a lo ocurrido con los estados inmaduros de *Cx. dolosus*. Por último, *Cx. intrincatus* fue recolectado en el 24,8 % del total de muestreos, durante el periodo febrero-abril. Esta especie fue registrada casi exclusivamente en los criaderos ubicados en el interior de la selva.

Dos de las tres especies más abundantes (*Cx. dolosus* y *Cx. intrincatus*) en Punta Lara, coinciden con las especies más abundantes en el bajo delta bonaerense según Cardo *et al.* (2011). Y, pese a que transcurrieron casi 20 años entre ambos estudios, también coinciden, al menos parcialmente, los patrones estacionales, indicando cierta estabilidad en el sistema. En diez islas del delta de Tigre, San Fernando y Campana, se registró la ocurrencia de *Cx. dolosus s.l.* durante todo el año (aunque con un pico en el mes de mayo), en tanto que *Cx. intrincatus* fue recolectado casi exclusivamente entre enero y mayo, estando presente entre el 21 y el 32 % de los cuerpos de agua examinados.

Otro humedal de gran importancia por su localización dentro del mayor núcleo urbano del país es la Reserva Ecológica Costanera Sur (Fig. 1), en la Ciudad de Buenos Aires. Dicho humedal tiene una extensión de 350 hectáreas, terreno ganado al Río de la Plata por relleno, el cual creó distintas lagunas someras entre los terraplenes existentes, que han sido objeto de numerosos estudios sobre mosquitos. Fontanarrosa *et al*. (2004) reportaron la composición de culícidos en seis lagunas, tres con vegetación flo-

tante y tres sin ella. Sobre un total de 16 y 133 muestreos, respectivamente, recolectaron inmaduros de mosquitos identificados como *Ad. squamipennis*, siete especies de *Culex*, dos de *Mansonia* y dos de *Uranotaenia*, con las siguientes frecuencias relativas: *Ad. squamipennis* (una muestra en laguna sin vegetación - ausente en lagunas con vegetación), *Cx. acharistus* (2-1), *Cx. dolosus* (102-11), *Cx. chidesteri* (3-0), *Cx. maxi* (2-1), *Cx. pipiens* (11-2), *Cx. saltanensis* (1-0), Cx. tatoi (11-1), *Ma. indubitans* (0-2), *Ma. titillans* (0-2), *Ur. nataliae* (2-0) y *Ur*. sp. (2-1). Lógicamente, ambas especies de *Mansonia* se encontraron de forma exclusiva en lagunas con vegetación, en tanto que *Cx. dolosus* fue la especie registrada con mayor frecuencia en ambos tipos de lagunas.

Mulieri *et al*. (2005) estudiaron la asociación entre las especies de *Mansonia* y la vegetación en la laguna de los Macáes, ubicada en la Reserva Ecológica Costanera Sur, durante el verano y el otoño. Esta laguna artificial de agua dulce y aproximadamente una hectárea de superficie está cubierta por plantas flotantes, principalmente *Salvinia* Séguier (Salviniaceae), *P. stratiotes* y *Limnobium laevigatum* (Humboldt y Bonpland ex Willdenow) Heine (Hydrocharitaceae). Los autores encontraron que los estados inmaduros de *Ma. indubitans* fueron significativamente más abundantes en *P. stratiotes*, en tanto que no se encontraron diferencias en la abundancia de *Ma. titillans* entre *Pistia* y *L. laevigatum*. Ambas especies de *Mansonia* fueron muy escasas en *Salvinia* spp. Las abundancias de *Mansonia* sobre *P. stratiotes* alcanzaron niveles más bajos en Buenos Aires que en trabajos realizados en otras regiones, por ejemplo en Florida, EEUU y en el Amazonas brasileño. Los autores plantean que la zona de estudio se encuentra cerca del límite sur de distribución de *P. stratiotes*, y que la planta tiene crecimiento estacional, lo cual podría afectar a las poblaciones de culícidos. Al respecto, García *et al*. (1995) reportaron la desaparición de estados inmaduros de las especies de *Mansonia* en Punta Lara debido a la muerte de las poblaciones de *P. stratiotes* durante el invierno y sugirieron que la supervivencia en la estación desfavorable sería en el estado adulto.

En la misma laguna, Torreta *et al*. (2006) evaluaron la estacionalidad del uso de distintas especies de macrófitas por los inmaduros de *Mansonia*, a través de muestreos durante todo el año. Estos autores observaron que el porcentaje de uso de las distintas especies varió a lo largo del año, siendo las del género *Pistia* L. (Araceae) las más utilizadas por los mosquitos en todos los meses. Las raíces de *Limnobium* Richard (Hydrocharitaceae) fueron más utilizadas en primavera y verano, en tanto que *Salvinia* fue constantemente poco utilizada. En contraposición a lo supuesto por García *et al*. (1995), estos autores sugirieron que las poblaciones de *Ma. indubitans* y *Ma. titillans* sobreviven al invierno principalmente como larvas de cuarto estadio, las cuales serían más resistentes que los estadios tempranos a las bajas temperaturas. Además, resaltaron la importancia de *P. stratiotes* para la supervivencia de los estados inmaduros de *Mansonia* en el límite sur de su distribución.

Aunque Mar del Plata es la ciudad más importante de la costa atlántica argentina, las especies de mosquitos que habitan en ella han sido muy poco estudiadas. Díaz-Nieto *et al*. (2013) reportaron para el partido de General Pueyrredón (Fig. 1), *Cx. chidesteri* y *Culex eduardoi* en zanjas artificiales y *Ur. lowii* en pantanos. El análisis filogenético presentado por estos autores, basado en secuencias de dos genes específicos (18S rRNA y COI), muestra una interesante asociación de esta última especie con *Ad. squamipennis*. Dicha asociación podría explicar, al menos parcialmente, las similitudes en sus requerimientos de hábitat.

Patagonia

Si bien pueden encontrarse algunas menciones de especies aisladas en publicaciones de la primera mitad del siglo XX, el primer trabajo sobre mosquitos de la región data de 1960. En dicha publicación, Bachmann y Bejarano (1960) reportaron la presencia de *Cx. pipiens* en las provincias de Neuquén, Río Negro y Santa Cruz y de *Cx. dolosus* en la primera de ellas.

No fue hasta 57 años más tarde en que se retomaron los estudios en la región. Burroni *et al*. (2007) reportaron la presencia de inmaduros de *Cx. eduardoi en* un canal de drenaje permanente (de un total de 16 canales inspeccionados) localizado en un área urbana de la ciudad de Sarmiento, Chubut (Fig. 1). De este modo, extendieron el rango de distribución geográfica de esta especie hasta los 45º de latitud sur.

Rossi y Vezzani (2011) mencionaron 15 especies para la región, entre las cuales el género *Culex* tiene una alta representación. *Culex apicinus* es la especie mejor representada en la meseta de Somuncurá (Fig. 1), en tanto que la distribución de *Culex*

articularis está restringida a las áreas de los Andes. Por su parte, *Cx. dolosus*, *Cx. eduardoi*, *Cx. pipiens* y *Cx. acharistus* están ampliamente distribuidas pero en baja abundancia, mientras que *Culex tramazayguesi*, *Culex coronator*, *Culex spinosus*, *Culex castroi* y *Cx. brethesi* permanecen como registros aislados en la provincia de Río Negro, y la última especie mencionada también en Santa Cruz. Para la mayoría de las especies, el material examinado fue colectado en cuerpos de agua permanentes, incluyendo arroyos, embalses, pantanos, ríos y zanjas. Quedan excluídas las especies *Cx. brethesi*, *Cx. coronator* y *Cx. castroi*, de las cuales no hay especificación del sitio de colecta de los ejemplares.

Noroeste

Hasta hace pocos años, no se habían llevado a cabo estudios exhaustivos de los hábitats de inmaduros de mosquitos en cuerpos de agua permanentes de la región Noreste. Darsie *et al.* (1991) examinaron dos pequeñas lagunas en los alrededores de la ciudad de Formosa (Fig. 1) a aproximadamente 200 m.s.n.m., reportando la presencia de *Ad. squamipennis*, *Culex bastagarius*, *Cx. educator*, *Culex pilosus*, *Culex taeniopus* y *Ur. lowii*.

Ese mismo año, Ronderos *et al.* (1991) recolectaron adultos en ambas márgenes del Río Uruguay, en el área de influencia de la represa Salto Grande. Del lado argentino, al este de la provincia de Corrientes, los sitios de colecta se ubicaron 10 km al sur de Monte Caseros y 1,5 km al sur de Mocoretá (Fig. 1), a aproximadamente 100 m y 20 km del lago de la represa, respectivamente. Reportaron la presencia de *Ad. squamipennis*, 10 especies de *Culex* (*Cx. bidens*, *Cx. chidesteri*, *Cx. coronator*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi*, *Cx. mollis*, *Cx. pipiens*, *Culex clarki* y dos especies no identificadas), *Ma. titillans* y cinco especies de *Uranotaenia* (*Ur. geometrica*, *Ur. lowii*, *Ur. nataliae*, *Ur. pulcherrima* y una especie no identificada). De las especies mencionadas, *Cx. dolosus* fue la más abundante en ambas estaciones de muestreo y el género *Culex* se identificó como el grupo clave en la comunidad, debido a su alta contribución a la diversidad específica y a los patrones de abundancia estacional de la taxocenosis en cuestión.

Algunos años después, Oria *et al*. (1999) inspeccionaron desagües pluviales, lagunas y las márgenes del Río Negro en la ciudad de Resistencia, Chaco y sus alrededores (Fig. 1). La abundancia de larvas fue mayor en los desagües, con alta dominancia de *Cx. quinquefasciatus* (98 % de las larvas colectadas) y escasa presencia de *Cx. eduardoi*, *Cx. maxi* y *Cx. mollis*. En las lagunas se registraron larvas de *Cx. saltanensis* (67,1 % de las larvas del género colectadas), *Cx. quinquefasciatus* (19,5 %), *Cx. maxi* (9,4 %) y *Cx. chidesteri* (4 %). En las márgenes del río se reportaron *Cx. maxi* (79,4 %), *Cx. bidens* (17,6 %), *Cx. quinquefasciatus* (1,5 %) y *Lutzia bigoti* (1,5 %).

La región abarca uno de los humedales más importantes de Argentina, la Reserva Provincial Iberá (Fig. 1), en la cual, pese a su relevancia, no se contaba con información sobre la fauna de mosquitos hasta hace pocos años. Oscherov *et al*. (2007) realizaron un estudio con captura de adultos, en el cual reportaron, entre las especies que se desarrollan en ambientes permanentes, *Ad. squamipennis*, cuantro especies de *Culex* (*Cx. amazonensis*, *Cx. delpontei*, *Cx. dolosus* y una especie no determinada), *Coquillettidia shannoni*, *Ma. humeralis*, *Ma. titillans*, *Uranotaenia leucoptera* y *Ur. nataliae*, todas en muy baja abundancia excepto *Ma. titillans*.

D´Oria *et al*. (2010) estudiaron la fauna de mosquitos de Misiones, utilizando trampas de luz tipo CDC en siete localidades, bordeando el perímetro de la provincia, lindantes con Brasil y Paraguay. Durante el estudio, que se extendió entre agosto de 2006 y enero de 2007, registraron 65 especies distribuidas en 18 géneros. Entre las especies que habitan cuerpos de agua permanentes, recolectaron individuos correspondientes a los 5 géneros abordados en este capítulo. *Coquillettidia* fue el más abundante con 272 hembras identificadas, 87 % de las cuales correspondieron a *Coquillettidia fasciolata* en las localidades de Bernardo de Irigoyen y El Soberbio (Fig. 1), en las cuales también se recolectaron *Coquillettidia nigricans* y *Coquillettidia venezuelensis*. *Coquillettidia juxtamansonia*, *Coquillettidia hermanoi* y *Coquillettidia shannoni* se encontraron exclusivamente en Comandante Andresito, El Soberbio y Posadas, respectivamente (Fig. 1). *Culex* fue el segundo género en abundancia y mayor número de especies, tres de ellas (*Cx. bidens*, *Cx. brethesi* y *Cx. chidesteri*) solo en Bernardo de Irigoyen y otras ampliamente distribuidas (*Cx. coronator*, el complejo *Cx. dolosus*, *Cx. quinquefasciatus* y *Cx. pilosus*). Las dos especies de *Mansonia* (*Ma. humeralis* y *Ma. titillans*) se encontraron en Posadas y Puerto Iguazú; *Ad. squamipennis* fue registrada sólo en Puerto Iguazú y *Uranotaenia davisi* exclusivamente en El Soberbio. Esta última había sido previamente mencionada para Formosa por Duret (1950) y constituye el primer registro para la provincia.

Hoyos *et al*. (2011) reportaron la presencia de seis especies de *Culex* en Formosa, incrementan-

do el número de especies citadas para dicha provincia a 73. Respecto a cuerpos de agua permanentes, mencionaron la presencia de larvas de *Cx. educator* en la margen de un río, bajo sombra parcial y asociado a larvas de *Anopheles triannulatus* y *Cx. bastagarius*, y de *Cx. pilosus* en la margen de un arroyo, bajo sombra parcial.

El primer estudio sistematizado en la provincia de Chaco fue realizado por Stein *et al*. (2011), quienes seleccionaron tres ambientes con distintos niveles de modificación antrópica: un sitio urbano en la ciudad de Resistencia, un sitio natural poco modificado, ubicado a 10 km de Resistencia y un sitio silvestre sin modificación, correspondiente a un parque de vegetación nativa sobre la ruta nacional 11, km 1.031 (Fig. 1). En los tres ambientes se inspeccionaron distintos criaderos potenciales de mosquitos (contenedores y cuerpos de agua en el suelo, naturales y artificiales) y se definieron dos tipos de hábitats permanentes: laguna (con presencia de vegetación flotante y emergente) y zanja (canal de drenaje angosto y profundo en el suelo). La comunidad de mosquitos de las lagunas fue más rica y más equitativa que la de las zanjas. Cuatro géneros estuvieron representados en las lagunas: *Ad. squamipennis* (15,3 % de los inmaduros colectados), *Ma. humeralis*, (8,6 %), tres especies de *Uranotaenia* (24,6 %; *Ur. apicalis*, *Ur. lowii* y *Ur. pulcherrima* en orden de abundancia) y seis especies de *Culex* (51,5 % de toda la colecta). Entre éstas, *Cx. maxi* constituyó casi el 70 % mientras que *Cx. bidens*, *Cx. chidesteri*, *Cx. eduardoi*, *Cx. intrincatus* y *Cx. pilosus* fueron recolectadas sólo ocasionalmente. En las zanjas se hallaron estados inmaduros de dos géneros, *Culex* y *Uranotaenia*. La abundancia de *Culex* fue cuatro veces mayor que en las lagunas, estando presentes las mismas especies más *Cx. quinquefasciatus*, con alta dominancia de *Cx. maxi* (53 % de las larvas colectadas). Respecto de la abundancia de las especies del género *Uranotaenia*, *Ur. lowii* fue la dominante y *Ur. apicalis* fue registrada ocasionalmente. *Uranotaenia lowii* y *Cx. eduardoi* se recolectaron principalmente en zanjas con vegetación acuática y expuestas al sol, en coincidencia con lo observado por Almirón y Brewer (1996). Especímenes de *Cx. chidesteri* habían sido recolectados por dichos autores en un canal permanente con vegetación marginal emergente parcialmente sombreado, y en lagunas permanentes parcialmente expuestas al sol; la presencia de vegetación parecería ser un factor clave en la selección de hábitat de esta especie.

Dos años más tarde, Stein *et al*. (2013) estudiaron los patrones de alimentación de los mosquitos en los mismos tres sitios utilizando como cebos pollo, conejo y humano. Entre los representantes de los géneros que habitan cuerpos de agua permanentes, *Ad. squamipennis*, *Coquillettidia albicosta* y *Mansonia flaveola* fueron capturados solamente con cebo de pollo. Por su parte, *Cq. shannoni*, *Cx. saltanensis* y *Mansonia pseudotitillans* fueron recolectados exclusivamente con cebo de conejo. El género *Culex* contribuyó más del 87 % de los individuos recolectados con pollos y casi el 60 % de los capturados con conejos; solamente *Cx. quinquefasciatus* y *Cx. chidesteri* fueron significativamente más abundantes en las trampas con pollos. En el sitio urbano, *Cx. bidens* y *Cx. maxi* fueron capturados en mayores proporciones utilizando cebo de pollo, en tanto que en las áreas periurbana y silvestre se registró el patrón opuesto. Del total de los individuos atraídos por cebo humano, *Ma. titillans* y *Ma. humeralis* representaron el 10,6 % y 2,4 %, respectivamente. Según los autores, ambas especies junto con *Cq. nigricans* mostraron una fuerte preferencia por el cebo humano. *Culex bidens* también mostró un cierto grado de antropofilia, con el 2,1 % del total de capturas, en tanto que *Ur. nataliae* sólo fue capturada por este medio aunque en muy baja abundancia (una sola hembra). Por último, respecto a los horarios de mayor actividad, la mayoría de las especies de *Culex, Coquillettidia* y *Mansonia* fueron más abundantes durante la tarde-noche (5 a 10 p.m.).

Noroeste y Cuyo

Estas regiones son las menos estudiadas en años recientes respecto de la fauna de culícidos. Si bien Darsie (1985) había citado representantes de los cinco géneros abordados en el presente capítulo, para muchas de las provincias, dichos registros corresponden fundamentalmente a las expediciones pioneras realizadas durante las décadas del ´50 y ´60. En los alrededores de la ciudad de Mendoza (Fig. 1), a 761 m.s.n.m., Darsie *et al*. (1991) reportaron la presencia de *Cx. brethesi* en una zanja con vegetación, expuesta al sol y con alto grado de salinidad.

Utilizando trampas de luz CDC y aspiradores mecánicos, Dantur Juri *et al*. (2012) ampliaron el número de especies registradas en las provincias del Noroeste de 48 a 55 en Jujuy, de 84 a 85 en Salta y de 47 a 56 en Tucumán. Dentro de dichos registros, recolectaron adultos de las siguientes especies, cuya características de los estados inmaduros son compatibles con la cría en cuerpos de agua permanentes:

Cq. albicosta, *Cq. nigricans*, *Cx. chidesteri*, *Culex oedipus*, *Ma. flaveola* y *Ma. humeralis* en Jujuy; *Cx. brethesi*, *Culex pedroi*, *Ur. leucoptera* y *Ur. nataliae* en Salta; *Cx. delpontei* en ambas provincias; y *Cq. juxtamansonia*, *Culex aliciae*, *Culex fernandezi* y *Cx. tatoi* en Tucumán.

Más recientemente, en Catamarca, departamento de Ambato, localidad La Puerta (Fig. 1), a 1.099 m.s.n.m., Laurito *et al*. (2013) colectaron estados inmaduros de *Cx. acharistus*, *Cx. bidens*, *Cx. interfor*, *Cx. maxi* y *Cx. saltanensis* de un charco permanente, originado por lluvias o desborde de un cauce de agua.

Consideraciones finales

La actualización aquí presentada evidencia que la información disponible sobre los mosquitos que utilizan cuerpos de agua permanentes como sitios de cría en Argentina, si bien es relativamente numerosa, está fragmentada y desbalanceada entre géneros y regiones geográficas. Respecto a los primeros, una búsqueda en la base de datos Scopus utilizando cada género y Argentina en título, palabras clave o resumen y abarcando trabajos publicados desde 1980, mostró un amplio predominio de estudios referidos a *Culex* (112 referencias) respecto de los otros géneros (13 para *Mansonia*, 10 para *Uranotaenia*, 4 para *Aedeomyia* y 3 para *Coquillettidia*). Esto posiblemente esté vinculado al hecho de que *Culex* engloba numerosas especies, con diversos hábitos de cría, algunas de las cuales son de relevancia sanitaria.

En cuanto a las regiones del país, se observa que los mosquitos de la región pampeana, en particular de las áreas de Buenos Aires y Córdoba, han sido extensamente estudiados, mientras que los culícidos de otras regiones tales como el Noroeste y Cuyo han sido poco estudiados. Si bien se dispone de listados de especies para muchas zonas del territorio argentino, en muchas áreas del país los aspectos bionómicos de los mosquitos presentes son prácticamente desconocidos.

Por otro lado, existe una tendencia a nivel internacional, la cual se refleja en diversas publicaciones referidas a Argentina, a asociar distintos atributos de la comunidad de mosquitos con los usos de la tierra. Dado que cada uso de la tierra puede presentar distintas combinaciones de hábitats temporarios y permanentes (Cardo *et al*., 2011), la presentación de los resultados por tipo de uso no permite extraer la información específicamente referida a ambientes permanentes.

En síntesis, es poco frecuente encontrar trabajos que se concentren en la ecología de la comunidad de mosquitos de cuerpos de agua permanente. En general, o están basados en una especie – mayormente de importancia sanitaria – o pretenden describir la comunidad de mosquitos en un sitio o región, a través del muestreo de los distintos tipos de criaderos potenciales. También hay mucha información publicada basada en la captura de adultos, que por ende no permite saber dónde se desarrollan sus estados inmaduros y otros trabajos, de carácter más taxonómico, que simplemente presentan una lista de especies como actualización de los registros para una región dada. Si bien en los últimos años se observa una mayor rigurosidad en cuanto al diseño y al esfuerzo de muestreo, una gran cantidad de estudios han reportado la colección fortuita de determinada especie en uno o pocos criaderos, información valiosa pero de poco peso a la hora de conocer patrones y procesos ecológicos.

Dado que Argentina presenta una gran diversidad de climas y biomas y alberga el límite sur de distribución de muchas especies a escala continental, el estudio de la fauna de culícidos de Argentina puede, además, ser de interés para la comunidad internacional. Solo a modo de ejemplo, el estudio de los mosquitos patagónicos podría mejorar nuestro entendimiento de la ecología de este grupo de dípteros en condiciones ambientales extremas. En consecuencia, para la creciente comunidad de colegas dedicados al estudio de mosquitos en el país, todavía hay mucho camino por recorrer.

Bibliografía

1. Almirón W, Brewer M. 1996. Classification of immature stage habitats of Culicidae (Diptera) collected in Córdoba, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 91: 1-9.
2. Bachmann AO, Bejarano JFR. 1960. Dispersión de mosquitos en la Patagonia (Dipt. Culicidae-Culicinae). Neotrópica. 6: 70-71.
3. Bentley MD, Day FJ. 1989. Chemical ecology and behavioural aspects of mosquito oviposition. Annu Rev Entomol. 34: 401-421.
4. Burroni N, Loetti V, Freire G, Jensen O, Schweigmann N. 2007. New record and larval habitats of *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) in an irrigated area of Patagonia, Chubut Province, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 102: 237-239.
5. Campos RE, Maciá A, García JJ. 1993. Fluctuaciones estacionales de culícidos (Diptera) y sus enemigos naturales en zonas urbanas de los alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires. Neotrópica. 39: 55-66.
6. Campos RE, Maciá A. 1998. Capítulo 28. Culicidae. En: Morrone JJ, Coscarón S, eds. Biodiversidad de los Artrópodos Argentinos: una perspectiva biotaxonómica. La Plata: Editorial Sur. pp 291-303.
7. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2011. Environmental predictors of the occurrence of ground-water mosquito immatures in the Paraná Lower Delta, Argentina. J Med Entomol. 48: 991-998.
8. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2013. The role of the landscape in structuring immature mosquito assemblages in wetlands. Wetlands Ecol Manag. 21: 55-70.
9. Chase JM, Shulman RS. 2009. Wetland isolation facilitates larval mosquito density through the reduction of predators. Ecol Entomol. 34: 741-747.
10. Clements AN. 1992. The biology of mosquitoes. Vol. 1- Development, nutrition and reproduction. Wallinford: CABI Publishing.
11. Dale PER, Knight JM. 2008. Wetlands and mosquitoes: a review. Wetl Ecol Manag. 16: 255-276.
12. Dantur Juri MJ, Stein M, Rossi GC, Navarro JC, Zaidenberg M, Mureb Sallum MA. 2012. New records of mosquitoes from Northwestern Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 28: 111-113.
13. Darsie RFJr. 1985. The mosquitoes of Argentina. Part I, keys for identification of adult females and fourth stage larvae in English and Spanish (Diptera, Culicidae). Mosq Syst. 17: 153-253.
14. Darsie RFJr, Becnel JJ, Hazard EI, JJ Garcia. 1991. A record of mosquito species collected during a larval survey in Argentina and Uruguay (Diptera: Culicidae). Mosquito Syst. 23: 50-52.
15. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Parisi G, Farina JL, Vidal-Domínguez ME, Perotti MA, Berón CM. 2013. Distribution of mosquitoes in the south east of Argentina and first report on the analysis based on 18S rDNA and COI Sequences. Plos One 8: e75516.
16. Diez F, Breser VJ, Quirán EM, Rossi GC. 2011. Nuevos registros de mosquitos (Diptera: Culicidae) en la provincia de La Pampa, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 70: 347-349.
17. D´Oria JM, Martí DA, Rossi GC. 2010. Culicidae, province of Misiones, northeastern Argentina. CheckList. 6: 176-179.
18. Duret JP. 1950. Contribución al conocimiento de la distribución geográfica de los culícidos argentinos (Diptera-Culicidae). Revista de Sanidad Militar Argentina. 49: 365-380.
19. Fontanarrosa MS, Torres PLM, Michat MC. 2004. Comunidades de insectos acuáticos de charcos temporarios y lagunas en la ciudad de Buenos Aires (Argentina). Rev Soc Entomol Argent. 63: 55-65.
20. García JJ, Campos RE, Maciá A. 1995. Observaciones ecológicas sobre *Mansonia indubitans* y *Ma. titillans* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 54: 43-50.
21. García MO, Casal H. 1965. Culicidae (Diptera) del Delta del Paraná. II Apuntes sistemáticos y biológicos. Delta del Paraná. 5: 5-16.
22. Hoyos CB, Bangher D, Jara GA, Stein M. 2011. New records of mosquito species in the Province of Formosa, northeastern region of Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 27: 77-78.
23. Kandus P, Quintana RD, Bó RF. 2006. Patrones de paisaje y biodiversidad del Bajo Delta del Río Paraná. Mapa de ambientes. 1 ed. Buenos Aires: Pablo Casamajor.
24. Laurito M, Visintín AM, Lorenzo PR, Berrón CI, Diez N, Almirón WR. 2013. New records of mosquito species (Diptera: Culicidae) from Catamarca and Santa Fe provinces, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 72: 215-217.
25. Loetti V, Burroni N, Vezzani D. 2007. Seasonal and daily activity patterns of human-biting mosquitoes in a wetland system in Argentina. J Vector Ecol. 32: 358-365.
26. Lounibos LP, Escher RL. 1985. Mosquitoes associated with water lettuce (*Pistia stratiotes*) in southeastern Florida. Florida Entomol. 68: 169-178.
27. Lounibos LP, Nishimura N, Dewald LB. 1992. Predation of *Mansonia* (Diptera: Culicidae) by native mosquitofish in southern Florida. J Med Entomol. 29: 236-241.
28. Ludueña Almeida F, Almirón WR, Zapata A, Gorla D. 2004. Culicidae (Diptera) del arco sur de la Laguna de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina) y su importancia sanitaria. Rev Soc Entomol Argent. 63: 25-28.
29. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1997. Seasonal variation of three *Culex* species (Diptera: Culicidae) and its parasites and pathogens in Punta Lara, Buenos Aires, Argentina. Rev Biol Trop. 44-45: 267-275.
30. Mokany A, Shine R. 2002. Pond attributes influence competitive interactions between tadpoles and mosquito larvae. Austral Ecol. 27: 396-404.
31. Mulieri PR, Torreta JP, Schweigmann N. 2005. Host plant selection of two *Mansonia* Blanchard species (Diptera: Culicidae) in a heterogeneous habitat of Buenos Aires City, Argentina. J Vector Ecol. 30: 201-205.
32. Norris D. 2004. Mosquito-borne diseases as a consequence of land use change. EcoHealth. 1: 19-24.
33. Oria G, Stein M, Gorodner JO. 1999. Estudio de la culicido fauna en Villa Pegoraro, Resistencia, Chaco. Rev Act en Artropodología Sanitaria Argentina.
34. Oscherov E, Bar M, Pieri-Damborsky M, Avalos G. 2007. Culicidae (Diptera) de la Reserva Provincial Ibera, Corrientes, Argentina. Bol Mal Salud Amb. 47: 221-229.
35. Pires DA, Gleiser RM. 2010. Mosquito fauna inhabiting water bodies in the urban environment of Córdoba city, Argentina, following a Saint Louis encephalitis outbreak. J Vector Ecol. 35: 401-409.
36. Prosen AF, Martínez A, Carcavallo RU. 1960. La familia Culicidae (Diptera) en la ribera fluvial de la Provincia de Buenos Aires. Anales Inst Medicina Regional, Resistencia. 5: 101-113.
37. Reidenbach KR, Cook S, Bertone MA, Harbach RE, Wiegmann BM, Besansky NJ. 2009. Phylogenetic analysis and temporal diversification of mosquitoes (Diptera: Culicidae) based on nuclear genes and morphology. BMC Evol Biol. 9: 298.
38. Ronderos RA, Schnack JA, Spinelli GR. 1991. Species composition and ecology of Culicidae from areas influenced by the Salto Grande dam lake. Rev Bras Entomol. 35: 17-28.
39. Ronderos RA, Schnack JA, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical Pampásico (Insecta, Diptera). Graellsia. 48: 3-8.
40. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1712.
41. Rossi GC, Vezzani D. 2011. An update of mosquitoes of Argentine Patagonia with new distribution records. J Am Mosq Control Assoc. 27: 93-98.
42. Stein M, Ludueña-Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011. Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 400-407.
43. Stein M, Zalazar L, Willener JA, Ludueña-Almeida F, Almirón WR. 2013. Culicidae (Diptera) selection of humans, chickens and rabbits in three different environments in the province of Chaco, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 108: 563-571.
44. Torreta JP, Mulieri PR, Patitucci LD, Sander VA, Rodríguez PL, Schweigmann N. 2006. Winter survival of immature instars of *Mansonia indubitans* Dyar & Shannon and *Mansonia titillans* Walker (Diptera: Culicidae), in Buenos Aires, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 101: 591-596.
45. Tyson WH. 1970. Contributions to the mosquito fauna of Southeast Asia. VII. Genus *Aedeomyia* Theobald in Southeast Asia. Contrib Amer Ent Inst. 6: 1-27.
46. Van den Assem J. 1958. Some experimental evidence for the survival value of the root piercing habits of *Mansonia* larvae (Culicidae) predators. Entomol Exp Appl. 1: 125-129.
47. Visintin AM, Laurito M, Diaz LA, Benítez Musicant G, Cano C, Ramírez R, Almirón WR. 2009. New Records of Mosquito Species for Central and Cuyo Regions in Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 25: 208-209.

Mosquitos que crían en cuerpos de agua temporarios

Sylvia **Fischer**

Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución. CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

sylvia@ege.fcen.uba.ar

Las especies de mosquitos que se desarrollan en charcos temporarios tienen adaptaciones específicas a la disponibilidad y fluctuaciones del nivel de agua. Las especies que utilizan estos ambientes tienen huevos de resistencia para sobrevivir a los períodos sin agua (géneros *Aedes* y *Psorophora*) o son generalistas en el uso del hábitat y aprovechan los charcos temporarios en forma oportunista cuando los mismos tienen agua. La composición de especies presentes en los ambientes acuáticos temporarios depende de procesos que ocurren a escala regional (determinados principalmente por el régimen climático y la geografía), de paisaje (determinados por la organización espacial de los hábitats larvales y de las características predominantes en el entorno), o a escala local (donde actúan las características físicoquímicas de los hábitats larvales y las interacciones biológicas que ocurren en ellos). En Argentina se identificaron más de 30 especies de mosquitos en charcos temporarios, entre las cuales sólo unas pocas son abundantes y están ampliamente distribuidas [*Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus, Aedes* (*Ochlerotatus*) *crinifer, Culex dolosus, Culex maxi, Culex pipiens*]. En este capítulo se hace una revisión de los factores asociados a la presencia de mosquitos en charcos temporarios a escala regional, de paisaje y local, y se describen los resultados de los estudios realizados hasta el momento en Argentina. Además, se presenta la información conocida hasta el momento sobre las dinámicas temporales y los factores ambientales y climáticos asociados con las fluctuaciones interanuales, estacionales y de corto plazo de la abundancia de las especies más relevantes en Argentina.

Revisión y actualización general del tema

Los cuerpos de agua temporarios abarcan un grupo heterogéneo de ambientes acuáticos, que tienen en común los ciclos de inundación–sequía a los que se encuentran sometidos, por lo cual el hábitat para los organismos acuáticos (incluyendo los mosquitos) pasa de un estado de "disponibilidad" a otro de "no disponibilidad" por un tiempo suficientemente largo como para afectar sustancialmente la biota (Schwartz y Jenkins, 2000).

Este tipo de ambientes acuáticos incluye hábitats de diverso tamaño, desde unos pocos centímetros cuadrados hasta varias hectáreas; con agua de diferente origen como ser deshielo, lluvia, desborde de ríos o lagos, inundación por riego, y tienen un régimen hidrológico que puede ser predecible o no y variar en el tiempo entre efímero y estacional. Algunos ejemplos típicos son charcos en planicies de inundación, humedales, charcos llenados por lluvia o deshielo, y huellas de cascos de animales (Williams, 2006).

Si bien esto implica una inmensa heterogeneidad, estos ambientes tienen en común (además de la pérdida completa del agua en algún momento), que están sujetos a fluctuaciones drásticas en las condiciones físicas y químicas (temperatura, pH, concentración de oxígeno disuelto y de iones), generalmente debido a su tamaño pequeño y a las variaciones en la cantidad de agua que contienen (Williams, 1996).

En términos generales los organismos que colonizan estos ambientes acuáticos transitorios, tienen estrategias específicas para adaptarse a la fluctuación en la disponibilidad de agua. Entre los mecanismos conocidos se destacan la tolerancia fisiológica (por ejemplo la dormancia durante alguna etapa del ciclo de vida) y la dispersión (por ejemplo una alta capacidad de vuelo, combinada con mecanismos eficientes para la detección y evaluación de los nuevos hábitats) (Williams, 1996).

Entre los géneros de mosquitos específica-

mente adaptados para colonizar ambientes acuáticos temporarios, se encuentran fundamentalmente distintas especies de los géneros *Aedes* y *Psorophora*. Las hembras de estos "mosquitos de inundación" colocan sus huevos resistentes a la desecación en el suelo húmedo anegable, los cuales permanecen en ese sustrato hasta que se cubre con agua a partir de lluvia, desborde de ríos, deshielos, o como parte de una estrategia de riego del ser humano. Esto les permite aprovechar la etapa acuática desde el inicio, ya que pueden eclosionar y comenzar el desarrollo preimaginal inmediatamente después del llenado del cuerpo de agua (Becker *et al*., 2010).

Otras especies que también colonizan este tipo de hábitats no poseen huevos de resistencia, y los colocan en grupos o balsas (géneros *Culex* y *Uranotaenia*) o individualmente (género *Anopheles*). Las especies en este grupo dependen, para la puesta de los huevos, de la detección de los ambientes acuáticos una vez formados, y muchas son especies generalistas que aprovechan en forma oportunista los ambientes acuáticos temporarios cuando están disponibles, pero son capaces de aprovechar también ambientes acuáticos de mayor permanencia (Becker *et al*., 2010).

Sin embargo, es evidente que no todas las especies de mosquitos adaptados a los cuerpos de agua temporarios se encuentran presentes en todos los hábitats disponibles ni en todos los momentos. La presencia de una especie en determinado momento y lugar depende de una serie de factores o filtros ambientales que determinan el conjunto de especies que pueden y que no pueden habitar este tipo de ambientes en un sitio y momento determinado (Lawton, 1999). Estos factores, que actúan en forma simultánea sobre la abundancia de las distintas especies determinando la composición de la comunidad local, son los siguientes:

Factores de gran escala (macroescala): en esta categoría se incluyen por ejemplo el régimen climático y la geografía, determinan el área de distribución de las distintas especies, y por lo tanto, el conjunto de especies que pueden colonizar los ambientes acuáticos temporarios en una región. Tanto la geografía como el régimen climático afectan las características hidrológicas de los ambientes acuáticos de la región. La dinámica de la precipitación es fundamental para determinar el aporte de agua para los ambientes acuáticos temporarios en la mayoría de los casos, por lo cual el régimen de lluvias determinará si la presencia de ambientes acuáticos temporarios a lo largo del año es estacional y predecible o puede ocurrir en cualquier momento en forma impredecible. Una vez que el agua alcanza el suelo y se forma el charco, la velocidad de drenado determina la tasa de pérdida de agua hacia el subsuelo. La velocidad de drenado depende de las características del sustrato, cuanto más compacto y arcilloso es menor, mientras que si el suelo es arenoso o poroso la tasa de drenado es mayor. Estas características del sustrato pueden variar incluso dentro de una misma región. Otra fuente de pérdida de agua para los charcos es la evaporación, que a su vez depende de factores climáticos como la intensidad del viento, la irradiación solar y la temperatura (Williams, 2006). Además de los factores que afectan la dinámica hidrológica de los ambientes acuáticos, la distribución de las distintas especies puede estar limitada por la temperatura. Distintas especies pueden persistir en distintos rangos térmicos, y en general se observa que las presentes en regiones con climas más frescos tienen una distribución geográfica más amplia y una mayor tolerancia a bajas temperaturas, en tanto que no se observan variaciones importantes entre especies en las tolerancias a temperaturas altas (Addo-Bediako *et al*., 2000). Esto implica que a lo largo de un gradiente climático se verán favorecidas distintas especies, debido a su tolerancia a las condiciones particulares en alguna de las etapas de su ciclo de vida.

Factores a escala del paisaje (mesoescala): determinados por las características particulares del entorno, así como también el número y la organización espacial de los parches favorables (por ejemplo los ambientes acuáticos temporarios y su entorno inmediato) para cada especie. Entre los factores más importantes que determinan la estructura del paisaje se encuentran la topografía, la vegetación, y el uso de la tierra. La topografía, dada por los desniveles del terreno, determina la circulación del agua en superficie, y la localización y cantidad de áreas en las cuales se pueden producir acumulaciones temporarias de agua. La vegetación tiene una influencia fundamental sobre la permanencia del agua, ya que los suelos con mayor cantidad de raíces suelen tener tasas de drenado más altas, y además las mismas plantas contribuyen a la pérdida de agua mediante la evapotranspiración. Por otro lado, la vegetación arbórea protege a los ambientes acuáticos de la insolación directa y de las altas temperaturas, contribuyendo a una reducción en la pérdida de agua (Williams, 2006). El tipo de uso de la tierra también puede afectar la disponibilidad y calidad de ambientes acuáticos temporarios donde se desarrollan mosquitos. Por ejemplo, el drenado o rellenado de áreas anegables para su urbanización o uso para cultivos, puede implicar una disminución en la disponibilidad

de ambientes acuáticos temporarios. En cambio, la irrigación de algunos cultivos por inundación del terreno, favorece la presencia de hábitats temporarios en los cuales pueden desarrollarse mosquitos.

Factores locales (microescala): entre éstos se incluyen las características propias del ambiente acuático, como por ejemplo: tiempo de permanencia del agua, superficie y profundidad del charco, presencia de vegetación, grado de insolación, etc. Entre estas variables, el tiempo de permanencia del agua es quizás la más relevante, que como ya se mencionó, muchas veces tiene una relación estrecha con el volumen de agua (superficie y profundidad), la tasa de evaporación (influenciada por el viento, la insolación y la presencia de vegetación), el drenado del agua (relacionado con el tipo de sustrato) y el régimen de nuevo aporte de agua (Williams, 2006).

En esta escala también operan las interacciones biológicas como por ejemplo la competencia intra e interespecífica, la predación y el parasitismo. Los modelos teóricos y los estudios de campo sugieren que la frecuencia de los disturbios (en este caso el principal disturbio es la desecación del hábitat, que se relaciona inversamente con la permanencia del agua) es un factor estrechamente relacionado con la importancia relativa de las variables abióticas y de las interacciones biológicas en la estructuración de las comunidades de ambientes acuáticos (Wellborn *et al.*, 1996). Esto se debe a que en los ambientes acuáticos de menor permanencia la composición de la comunidad estaría limitada a aquellas especies adaptadas a una rápida colonización y desarrollo, mientras que en los de mayor permanencia la diversidad de organismos capaces de colonizarlos se incrementa y aumenta la importancia de las interacciones biológicas (Schneider y Frost, 1996). A partir de estudios de campo se llegó a la conclusión de que el efecto de los competidores sobre los mosquitos tiene relevancia cuando no hay muchos predadores en el ambiente, por ejemplo cuando los ciclos de anegamiento son cortos o antes de la llegada de los predadores a los hábitats temporarios. En cambio cuando los ciclos son más largos, se registra mayor abundancia de predadores, por lo cual la predación adquiere mayor relevancia (Chase y Knight, 2003).

Los estudios sobre competencia interespecífica en charcos temporarios que involucran mosquitos inmaduros con organismos del mismo nivel trófico pertenecientes a otros grupos taxonómicos son escasos. Los resultados sugieren, por ejemplo, que el zooplancton o las larvas de anuros pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones por competencia, por explotación de los mismos recursos, o por interferencia. Algunos de los efectos más evidentes de estos competidores sobre las poblaciones de mosquitos son: prolongación de los tiempos de desarrollo (incrementando el riesgo de mortalidad por secado de los hábitats), reducción del tamaño de la pupa (asociado a una menor fecundidad de los adultos), y cambios en la selección de sitios de puesta. El efecto negativo de la competencia por explotación o por interferencia es probable que ocurra con mayor intensidad hacia el final del ciclo hidrológico, cuando las abundancias de los competidores alcanzan niveles elevados, debido por un lado a su crecimiento poblacional y por el otro al apiñamiento como consecuencia de la reducción del volumen de agua. Por otro lado, también se pueden registrar efectos indirectos de los competidores sobre los mosquitos inmaduros. Algunos de estos efectos indirectos pueden ser positivos para los mosquitos inmaduros, por ejemplo el consumo de bacterias patogénicas para las larvas de mosquitos, o su rol como presas alternativas para los predadores (Blaustein y Chase, 2007).

También se ha sugerido que en ambientes acuáticos temporarios habría competencia interespecífica entre mosquitos, aunque hasta el momento no se han realizado estudios experimentales en condiciones naturales, y toda la evidencia disponible se basa en estudios en laboratorio (Juliano, 2009). En cambio la competencia intraespecífica sí fue estudiada para distintas especies de mosquitos que se crían en charcos temporarios. Debido a su desarrollo sincrónico, los mosquitos de inundación se encuentran presentes en altas densidades, por lo cual son los candidatos más probables para estar sometidos al efecto de este tipo de interacción. De hecho, estudios indirectos de efectos competitivos a través de la distribución de los tamaños de los adultos sugieren que la competencia intraespecífica es mayor en especies de ambientes acuáticos naturales efímeros o temporarios que en especies de ambientes naturales de mayor permanencia (Juliano, 2007).

Si bien las interacciones predador-presa en hábitats temporarios se suponen menos importantes que en los permanentes, diferentes especies de los ordenes Coleoptera, Hemiptera y Odonata son predadores frecuentes en cuerpos de agua temporarios (Mogi, 2007). Los predadores ejercen una función importante en la estructuración de las comunidades y en el control de las poblaciones de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios (Chase y Knight, 2003). El efecto de los predadores sobre las poblaciones de mosquitos depende de su capacidad de llegar a los hábitats temporarios al mismo tiempo que sus presas, de la similitud en la preferencia por el

hábitat que tengan ambos, de la preferencia de los predadores por los mosquitos por sobre otras presas presentes en el hábitat, y de las estrategias de los mosquitos para escapar de la predación (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007).

El control biológico por medio de organismos patógenos será tratado en otros capítulos de este libro, sin embargo la interacción de los mosquitos con patógenos y parásitos en condiciones naturales también es importante desde el punto de vista ecológico. Una de las interacciones biológicas que podrían tener cierta relevancia en ambientes acuáticos temporarios es el parasitismo de las larvas (y de los adultos en algunos casos) por parte de nemátodos mermítidos. Se conocen varias especies que en conjunto son capaces de parasitar más de cien especies de mosquitos de al menos trece géneros (Platzer, 1981).

Dinámica temporal: se refieren a las variaciones de la composición o abundancia en el tiempo, que constituyen un aspecto relevante para la ecología de los mosquitos en charcos temporarios o efímeros. Estas se puede abordar en diferentes escalas temporales, por ejemplo las variaciones interanuales en estudios de largo plazo, las dinámicas estacionales en estudios que abarcan al menos un año y las fluctuaciones de corto plazo que abarcan un rango desde unos pocos días hasta varios meses. Para los mosquitos de ambientes acuáticos temporarios, las variaciones temporales interanuales o de corto plazo, muchas veces se relacionan directamente con la dinámica hídrica de los hábitats larvales, en tanto que la dinámica estacional en algunos casos combina esta dinámica hídrica con el régimen térmico a lo largo del año (Williams, 2006).

Estado del conocimiento en Argentina

A continuación se presenta una síntesis de lo que se conoce hasta el momento en Argentina sobre la ecología de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios y efímeros, y los aspectos más relevantes en cada una de las escalas espaciales y temporales mencionadas.

Patrones a macroescala: si bien en Argentina los estudios sobre las especies de mosquitos presentes en las distintas regiones son numerosos, muchos de ellos no identifican las especies que se desarrollan en ambientes acuáticos temporarios, ya sea porque se enfocaron en la composición de mosquitos adultos capturados principalmente mediante trampas de luz, o porque son estudios en diversos ambientes acuáticos, donde no se diferencia entre los temporarios y el resto. Además, existe un gran número de trabajos que se enfocan sobre la biología y ecología de una única especie (generalmente *Aedes albifasciatus*), y no hacen mención de las otras especies de culícidos con las cuales ésta comparte el hábitat.

Se han realizado relativamente pocos estudios sobre la composición de la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios. Estos trabajos fueron realizados en distintas regiones a lo largo del país, abarcando desde Tierra del Fuego en el extremo sur de Argentina hasta la ciudad de Resistencia, Chaco, cerca del límite norte (Fig. 1). La metodología, frecuencia y esfuerzo de muestreo, número, tipo y variedad de ambientes analizados y características de la información publicada difieren mucho entre estudios (Tabla 1).

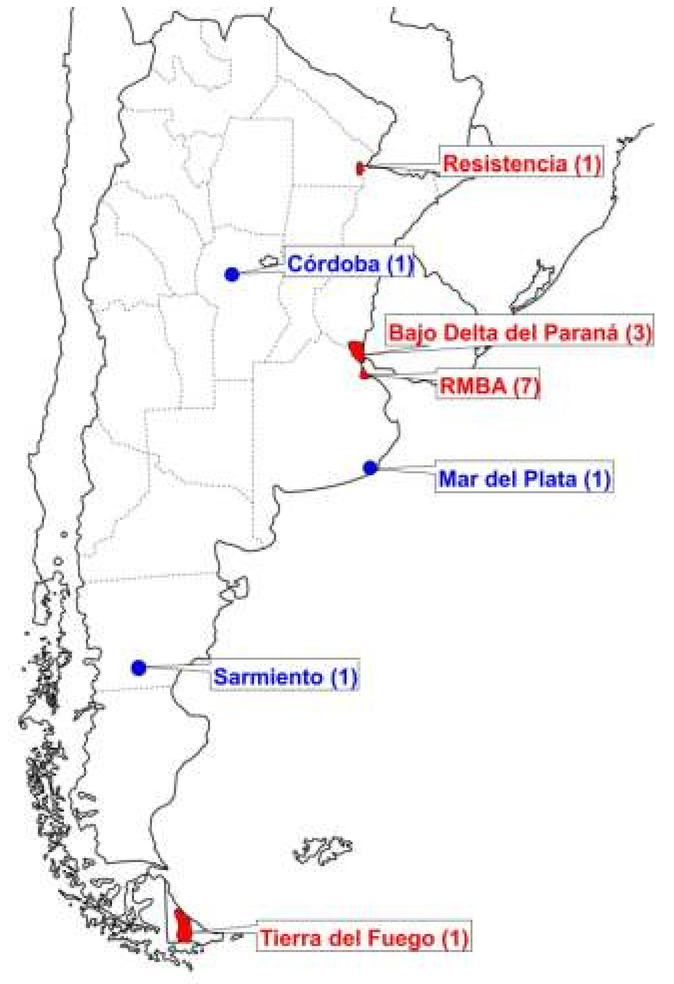


Figura 1. Localización geográfica de los estudios sobre la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios (entre paréntesis se indica el número de estudios con muestreos independientes). Los sitios señalados con azul corresponden a estudios en localidades puntuales, y los sitios señalados en rojo abarcan una mayor extensión en la región correspondiente. RMBA: Región Metropolitana de Buenos Aires.

En base a los trabajos publicados sobre especies de mosquitos que crían en ambientes acuáticos temporarios de Argentina, en este capítulo se realizó el siguiente análisis de síntesis:

Para cada una de las especies mencionadas se calculó un indicador de amplitud de distribución (número de sitios donde fue detectada), tomando como referencia las localidades o regiones que se mencionan en la Fig. 1. Por otra parte, para cada especie se calculó un indicador de dominancia media, utilizando los trabajos señalados con un asterisco en la Tabla 1 (trabajos con datos cuantitativos, y el trabajo de Tierra del Fuego en el cual solamente se registró una especie). Para esto se transformaron las abundancias de las distintas especies mencionadas en cada trabajo a proporciones del total (abundancia relativa), y se calculó el promedio para cada especie en cada sitio. La dominancia media se calculó como el promedio de la abundancia relativa de cada especie en los sitios en que fue registrada.

Teniendo en cuenta la diversidad en los datos reportados, se tomaron los siguientes criterios para la asignación de especies: en primer lugar siguiendo el criterio de otros investigadores (por ejemplo Cardo *et al*., 2011a) y teniendo en cuenta las dificultades para identificar correctamente los ejemplares de *Culex dolosus* y *Culex eduardoi*, y que ambas especies posiblemente pertenecen a un complejo de especies (Senise y Sallum, 2008), los inmaduros de estas especies fueron asignados a la especie *Cx. dolosus*. En segundo lugar, teniendo en cuenta que las especies del complejo *Culex pipiens* (*Culex pipiens pipiens* y *Culex pipiens quinquefasciatus*) son difíciles de diferenciar y que se ha demostrado la presencia de híbridos en una parte del país (Almirón *et al*., 1995), ambas fueron asignadas a la especie *Cx. pipiens*.

En los estudios mencionados (Tabla 1) se reportaron 35 especies de mosquito en charcos temporarios, de las cuales 14 corresponden a mosquitos de inundación (*Aedes* y *Psorophora*), y las restantes a especies que colocan sus huevos sobre el agua (*Culex*, *Anopheles*, *Uranotaenia*, *Aedeomyia*).

Los resultados (Fig. 2) muestran que las especies más relevantes en los charcos temporarios son: *Ae. albifasciatus*, *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, cada una con abundancias relativas superiores al 20 % de los mosquitos inmaduros colectados y presentes en al menos cinco regiones. Les siguen en relevancia *Culex maxi* y *Aedes crinifer*, con abundancias relativas cercanas al 10 % y presentes en al menos 3 regiones. Además se destaca *Aedes hastatus/oligopistus*, que representó el 13 % de los culícidos inmaduros, aunque sólo fue registrada en una localidad (Resistencia).

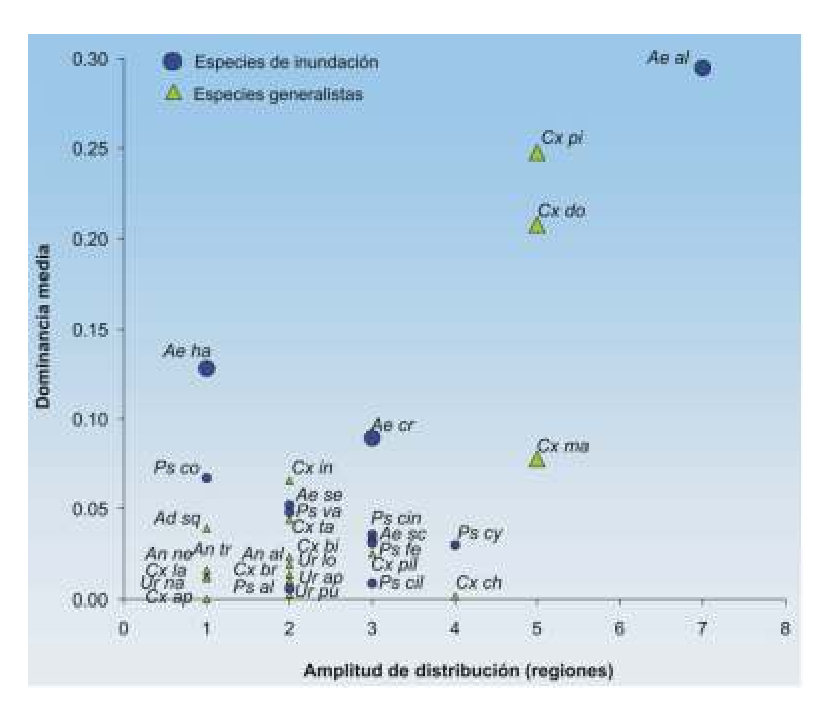


Figura 2. Amplitud de la distribución y dominancia media de las especies de mosquitos que se desarrollan en ambientes acuáticos temporarios en Argentina. Las especies incluidas en la figura son: *Ae. albifasciatus* (*Ae al*), *Ae. crinifer* (*Ae cr*), *Ae. scapularis* (*Ae sc*), *Aedes serratus* (*Ae se*), *Ae. hastatus/oligopistus* (*Ae ha*), *Cx. pipiens* (*Cx pi*), *Cx. dolosus* (*Cx do*), *Cx. maxi* (*Cx ma*), *Cx. chidesteri* (*Cx ch*), *Cx. tatoi* (*Cx ta*), *Cx. bidens* (*Cx bi*), *Cx. brethesi* (*Cx br*), *Cx. lahillei* (*Cx la*), *Cx apicinus* (*Cx ap*), *Cx. pilosus* (*Cx pil*), *Cx. intrincatus* (*Cx in*), *Ps. cyanescens* (*Ps cy*), *Ps. cingulata* (*Ps cin*), *Ps. ferox* (*Ps fe*), *Ps. ciliata* (*Ps cil*), *Ps. varinervis* (*Ps va*), *Ps. varipes/albigenu* (*Ps al*), *Ps. confinnis* (*Ps co*), *Anopheles albitarsis* (*An al*), *Anopheles triannulatus* (*An tr*), *Anopheles neomaculipalpus* (*An ne*), *Uranotaenia lowii* (*Ur lo*), *Uranotaenia apicalis* (*Ur ap*), *Uranotaenia pulcherrima* (*Ur pu*), *Uranotaenia nataliae* (*Ur na*), *Aedeomyia squammipennis* (*Ad sq*). No se incluyen *Cx. mollis*, *Culex bastagarius*, *Ps. discrucians*, *Ps. pallescens*, las que fueron registradas en una única región, pero no en los estudios cuantitativos considerados en el análisis.

En particular para el caso de *Ae. albifasciatus*, que es la especie con distribución más amplia en el país, se han realizado estudios que sugieren una cierta capacidad de adaptación a condiciones térmicas locales. Por ejemplo, se han registrado diferencias en la respuesta frente a distintas temperaturas entre poblaciones provenientes de regiones con regímenes térmicos contrastantes. Los individuos provenientes de una población de clima frío se desarrollan más rápido y tienen mayor supervivencia a bajas temperaturas que los de una población de clima templado, y a su vez los de clima templado muestran un desarrollo más veloz a temperaturas más altas. Estas diferencias sugieren que esta especie tiene una capacidad de adaptación a las condiciones térmicas locales en cada región (Garzón y Schweigmann, 2015).

Patrones a mesoescala: en Argentina se han realizado pocos estudios evaluando la influencia de variables ambientales a escala del paisaje sobre las comunidades o poblaciones de mosquitos de charcos temporarios.

La región donde este aspecto fue estudiado más intensivamente es el Bajo Delta del Paraná, en el límite norte de la provincia de Buenos Aires. Los estudios realizados en esta área (todos sobre mosquitos inmaduros) abarcan dos escalas espaciales: una de menor extensión geográfica en el extremo sur del Bajo Delta (en los municipios de Tigre, San Fernando y Campana), cubriendo un área de 300 km^2. En este área coexisten parches de vegetación y uso de la tierra claramente diferenciados y representativos de la variabilidad de la zona: áreas peridomésticas, bosques secundarios, plantaciones de salicáceas y pajonales. Entre estos cuatro tipos de entorno se hallaron diferencias en la composición de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios. Se observó una mayor riqueza de especies en bosques secundarios y plantaciones, intermedia en áreas domésticas y mínima en pajonales (Cardo *et al*., 2011a). En general, la diversidad mostró un patrón similar con la riqueza de especies. La menor riqueza en entornos domésticos parecería estar asociada a una menor disponibilidad de ambientes acuáticos temporarios, en tanto que en los pajonales podría deberse a temperaturas más bajas del agua en invierno y fluctuaciones térmicas más pronunciadas debido a la falta de dosel vegetal (Cardo *et al*., 2012a). Las especies más frecuentes en los ambientes acuáticos temporarios de la zona también mostraron una relación con las variables de entorno. *Culex dolosus*, *Ae. crinifer* y *Culex intrincatus* estuvieron asociadas a parches de bosque secundario y fueron halladas en muy baja frecuencia en plantaciones (Cardo *et al*., 2011b). La diferencia en las abundancias de estas especies entre ambos tipos de ambiente con dosel vegetal podría deberse a una diferente disponibilidad de hábitats para las larvas, ya que en las plantaciones existen sistemas de drenaje que no tienen los bosques. Además en los bosques la diversidad vegetal favorecería una mayor diversidad de animales que podrían constituir una fuente de sangre para los adultos, y las condiciones de humedad favorecidas por la vegetación prolongarían la supervivencia de los adultos (Cardo *et al*., 2012b).

A una escala de mayor extensión geográfica se estudió la comunidad de mosquitos a lo largo de una transecta de 75 km con un eje norte-sur (desde Ceibas en el sur de la provincia de Entre Ríos hasta Campana en el norte de la provincia de Buenos Aires). El área de estudio representa un gradiente pronunciado de tipo de vegetación, uso de la tierra y drenaje, y un gradiente moderado de temperatura y lluvias que disminuyen levemente hacia el sur (Cardo *et al*., 2013). En esta escala también se observó variabilidad en las comunidades de mosquitos, y especies asociadas con distintas características ambientales. En el extremo norte del área de estudio, donde se registra una alta tasa de drenaje, una alta cobertura de plantas herbáceas y bosques ralos, y la principal actividad económica es la ganadería extensiva, las especies de mosquito características fueron *Psorophora ciliata* y *Psorophora cyanescens*. Otras especies también fueron halladas exclusivamente en este sector, pero en baja abundancia: *Psorophora cingulata*, *Psorophora confinnis*, *Psorophora pallescens* y *Psorophora varinervis*. En el extremo sur del área de estudio, donde hay menos drenaje y altas tasas de anegamiento, una vegetación dominada por bosques densos, sin ganadería, y donde la principal actividad económica es el turismo y la pesca recreativa, las especies características fueron *Ae. crinifer*, *Culex tatoi* y *Psorophora ferox*. También fue hallada en forma exclusiva en este sector *Psorophora albigenu* pero en muy baja abundancia. Algunas especies como *Ae. albifasciatus* o *Culex lahillei* se distribuyen a lo largo de toda el área de estudio y no se asociaron a ninguna de las características ambientales estudiadas.

Con respecto a *Ae. albifasciatus* se han realizado varios estudios que relacionan las características del paisaje con las abundancias de adultos. En Sarmiento (provincia de Chubut), en un valle fértil irrigado inmerso en una zona de estepa árida, también se registraron diferencias en la actividad de las hembras de *Ae. albifasciatus* entre parches con distinto tipo de entorno localizados en un área de 10 km^2. Se registraron abundancias altas en parches de

humedal y en parches cultivados, y bajas en parches de estepa. Entre las características ambientales de las áreas de estepa (menor humedad relativa, temperaturas máximas más altas, y mayores velocidades del viento), las variables asociadas negativamente con los niveles de actividad de las hembras fueron las temperaturas máximas y la velocidad del viento (Garzón *et al*., 2014).

Asimismo, en un estudio realizado en la región de la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba), abarcando un área de 64 km^2 en los alrededores de la localidad Altos del Chipión, se observaron abundancias más altas de hembras en áreas de pradera anegable y en pastizales, y en cambio abundancias bajas en áreas con vegetación leñosa como bosques o arbustales. En campos agrícola-ganaderos también se registraron abundancias bajas, y no se detectó relación entre las abundancias y la densidad de ganado en los mismos (Gleiser *et al*., 2002). En ambos trabajos los autores concluyeron que la principal variable relacionada con la abundancia de adultos sería la cercanía a los hábitats larvales.

Un trabajo comparativo a lo largo de una transecta de 80 km en el arco sur de la laguna Mar Chiquita (provincia de Córdoba) mostró que las abundancias de adultos estaban sincronizadas solamente entre sitios localizados a menos de 25 km de distancia entre sí, indicando que las fluctuaciones en las abundancias en cada sitio responden a factores predominantemente locales como la dinámica de las precipitaciones (Gleiser y Gorla, 1997). Sin embargo, para esta especie se ha sugerido una alta capacidad de dispersión, sustentada por los niveles relativamente altos de homogeneidad genética obtenida para poblaciones distantes hasta 170 km en la provincia de Córdoba. Se sugirió que la dispersión se produciría principalmente por el arrastre de las larvas hacia cursos de agua formados por inundación de grandes extensiones de terreno (De Souza *et al*., 1999). También se ha inferido la dispersión en distancias considerables por parte de los adultos de esta especie en la región metropolitana de Buenos Aires (RMBA). Durante el monitoreo sostenido de las abundancias de larvas y adultos en la ciudad de Buenos Aires en distintas oportunidades se observaron abundancias de adultos desproporcionadamente altas respecto del número de formas inmaduras presentes en los criaderos locales durante las semanas previas. Un estudio de la circulación atmosférica permitió sustentar la hipótesis del transporte masivo por el viento de *Ae. albifasciatus* adultos recién emergidos desde la región rural ubicada al sud-oeste de la ciudad, correspondiente a la planicie de inundación del río Matanza-Riachuelo (Bejarán *et al*., 2008).

Finalmente, si bien no hay estudios específicos al respecto, algunos autores mencionan altas abundancias de mosquitos de inundación asociadas específicamente con la disponibilidad de hábitats larvales debidos a la actividad humana. Por ejemplo, en la provincia de Corrientes, el incremento en el riego de los cultivos de arroz y caña de azúcar fue asociado con altas abundancias de adultos de *Psorophora* spp. (Ronderos *et al*., 1991), mientras que en la localidad de Sarmiento (Chubut), las altas abundancias de *Ae. albifasciatus* en parches cultivados se asocian con una alta disponibilidad de ambientes acuáticos temporarios originados por el riego por inundación de los campos (Garzón *et al*., 2014).

A partir de los resultados obtenidos en el Bajo Delta, Mar Chiquita y Sarmiento surge la discusión sobre si los patrones observados se deben a que las características del paisaje determinan la favorabilidad ambiental para los adultos, a la cercanía y amplia disponibilidad de hábitats larvales apropiados para garantizar el éxito durante el desarrollo, o a una combinación de ambos factores.

Patrones a microescala: la región en la que disponemos de mayor información respecto de las variables ambientales asociadas con la presencia de mosquitos inmaduros en ambientes acuáticos temporarios es la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, donde se han realizado estudios en distintos espacios verdes. En términos generales se observa que el número y la riqueza de mosquitos inmaduros hallados se incrementan en los ambientes de mayor permanencia (Fischer y Schweigmann, 2008). La comunidad de mosquitos inmaduros también muestra variaciones en charcos de distinta permanencia, observándose algunas especies como *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi*, *Cx. tatoi*, *Culex chidesteri* y *Aedes* (*Ochlerotatus*) *scapularis* asociadas a hábitats de mayor permanencia, y otras especies como *Ae. albifasciatus* y *Psorophora varipes* asociadas a ambientes acuáticos más efímeros (Quiroga *et al*., 2013). En el caso de los mosquitos de inundación, las fluctuaciones en el nivel de anegamiento garantizan la disponibilidad de sitios apropiados para la puesta de los huevos (sustratos anegables), y la posibilidad de que los huevos eclosionen y se inicie el desarrollo de una nueva cohorte luego de la siguiente lluvia. Sin embargo, la corta permanencia del agua también puede constituir un factor de mortalidad importante para estos mosquitos. En el caso de *Ae. albifasciatus*, la desecación total de los charcos impidió completar el desarrollo del 20 % de las cohortes en tres charcos evaluados a lo largo de tres años en la ciudad de La

Plata (Micieli *et al*., 2012). En un estudio a lo largo de un año en 91 charcos en la ciudad de Buenos Aires, se estimó una mortalidad debida al secado completo del charco de 21 % de las larvas en invierno y del 36 % de las larvas en verano (Fischer *et al*., 2002). En aquellos hábitats con suficiente permanencia para que se complete el desarrollo inmaduro, la mortalidad diaria de las larvas varía enormemente, y parece estar asociada principalmente con la tasa diaria de secado (Fischer *et al*., 2014).

La asociación con ambientes acuáticos de mayor tamaño fue observada en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) para las especies más abundantes y frecuentes como *Ae. albifasciatus* (Fischer *et al*., 2002), o *Cx. dolosus*, *Cx. pipiens* y *Cx. maxi* (Fischer y Schweigmann, 2004), y también para *Cx. dolosus* en la localidad de Sarmiento, provincia de Chubut (Burroni *et al*., 2007). Otra variable con la que también estuvieron asociadas positivamente distintas especies de mosquito es la vegetación dentro del ambiente acuático. Esto fue observado para *Ae. albifasciatus* en CABA (Fischer *et al*., 2002) y Tierra del Fuego (Burroni *et al*., 2013), para *Cx. dolosus*, *Cx pipiens* y *Cx. maxi* en CABA (Fischer y Schweigmann, 2004), para *Cx. dolosus* en Sarmiento (Burroni *et al*., 2007), y para *Culex pilosus* en el bosque de Ezeiza (Urcola y Fischer, 2015). Una explicación para esto es que la vegetación en los ambientes acuáticos ofrece refugio del viento a los adultos durante la puesta de huevos, actúa como refugio de los predadores, y provee de alimento a las larvas.

Con respecto a las interacciones competitivas, distintos trabajos reportaron en los ambientes acuáticos temporarios donde se desarrollan mosquitos la presencia de distintos grupos de cladóceros que podrían ser potenciales competidores en CABA (ej. Fischer *et al.*, 2000), o en Tierra del Fuego (Burroni *et al*., 2011) y en algunos casos alcanzan abundancias que exceden en varios órdenes de magnitud a las de las larvas de mosquitos (Fischer, inéd.). Con respecto a la competencia interespecífica entre especies de mosquito, en base a un estudio en charcos efímeros en el Parque Pereyra Iraola (provincia de Buenos Aires) los autores sugieren una estrecha competencia entre las larvas de *Ae. albifasciatus*, *Ae. crinifer* y *Ae. scapularis*, basados en el registro de altas abundancias sincrónicas de las tres especies especialmente en otoño, y en la similitud de sus hábitos alimentarios (Campos *et al*., 2004). Sin embargo, si bien hay registro de potenciales competidores en observaciones de campo, hasta el momento no se han llevado a cabo estudios experimentales específicos para evaluar potenciales interacciones competitivas interespecíficas que involucren mosquitos de ambientes acuáticos temporarios en Argentina.

En cambio sí se realizaron algunos estudios sobre competencia intraespecífica en ambientes acuáticos temporarios, todos ellos referidos a *Ae. albifasciatus*. Estudios realizados en laboratorio demostraron que para esta especie existe un efecto negativo sobre la supervivencia y los tiempos de desarrollo larval a altas densidades. Los resultados de uno de dichos estudios, en el cual se mantuvo un suministro constante de alimento por larva, sugieren que la interferencia entre individuos podría ser un mecanismo importante en la competencia por el espacio entre las larvas (Gleiser *et al*., 2000a). En otro estudio, donde se mantuvo constante la cantidad de alimento independientemente de la densidad larval, se observaron efectos no letales del incremento en la densidad (incrementos en el tiempo de desarrollo y disminución del tamaño de los adultos, especialmente las hembras) a densidades relativamente bajas. En cambio la mortalidad varió poco a densidades bajas, y mostró un incremento exponencial a densidades altas (superiores a las observadas en los ambientes acuáticos de la ciudad de Buenos Aires) (Fischer *et al*., 2014). Los estudios en campo apoyan la existencia de efectos no letales de la competencia intraespecífica, pero no de efectos sobre la mortalidad. Dos estudios independientes que analizaron la mortalidad durante el desarrollo preimaginal no pudieron detectar una relación con la densidad larval ni en el Parque Pereyra Iraola (Campos y Sy, 2003) ni en la ciudad de Buenos Aires (Fischer *et al*., 2014). En ambos casos identificaron otros factores asociados a las altas tasas de mortalidad observadas, y no se analizaron efectos no letales. Por otro lado, en la región de Mar Chiquita (provincia de Córdoba) es posible inferir fuertes efectos no letales de la competencia en base a la distribución de tamaños de *Ae. albifasciatus* adultos a lo largo de la temporada (Gleiser *et al*., 2000b). En ese caso no se analizó la mortalidad de las larvas. Esos resultados sugieren que la competencia intraespecífica es un mecanismo de regulación poblacional para esta especie, si bien la intensidad del efecto varía temporal y probablemente también espacialmente.

Con respecto a los potenciales predadores sobre mosquitos inmaduros, los estudios realizados corresponden principalmente a la ciudad y la provincia de Buenos Aires. Diversas especies de insectos predadores potenciales colonizan los ambientes temporarios y efímeros de la región, entre ellos principalmente coleópteros (larvas y adultos de Dytiscidae y larvas de Hydrophilidae), heterópteros (mayormente adultos de Belostomatidae, Notonectidae y Pleidae). También se registran larvas de Odonata aunque en abundancias relativamente bajas. En los

hábitats no urbanos es usual la presencia del mosquito predador *Ps. ciliata* en Pereyra Iraola (Campos *et al*., 2004), y en el bosque de Ezeiza (Urcola y Fischer, 2015), y también la región del bajo delta del Paraná en el sur de la provincia de Entre Ríos (Cardo *et al*., 2013). Debido a que los coleópteros y heterópteros predadores colonizan los hábitats temporarios mediante dispersión por vuelo luego de su llenado, se registra una variación temporal en el tipo y cantidad de predadores en estos ambientes. En los charcos del parque Pereyra Iraola, se registraron los predadores más asociados con *Ae. albifasciatus* que en orden decreciente fueron: *Liodessus* sp., *Rhantus signatus signatus* (Fabricius), *Desmopachria concolor* Sharp, *Ps. ciliata*, y *Tropisternus* spp. (larvas), y se registró variación estacional en la asociación con estadios tempranos o tardíos del desarrollo del mosquito (Campos *et al*., 2004). En charcos urbanos de la ciudad de Buenos Aires los predadores más abundantes fueron *Liodessus* sp., cuyos adultos estuvieron asociados principalmente con larvas de *Ae. albifasciatus*, y cuyas larvas estuvieron asociadas con larvas del género *Culex*. Otros predadores abundantes fueron: larvas de *Tropisternus* spp. y de Belostoma sp, y larvas y adultos de *Rhantus signatus*. En estos charcos urbanos, la mayor mortalidad de larvas de *Ae. albifasciatus* y *Cx.* spp. estuvo asociada con abundancias más altas de predadores solamente en los charcos de mayor tamaño y permanencia, donde los predadores son más abundantes (Fischer y Schweigmann, 2008).

La única especie para la cual existe evidencia directa del consumo de larvas de mosquitos en condiciones naturales es *Ps. ciliata*. A diferencia del resto de los predadores mencionados que digieren las presas externamente y sólo ingieren los jugos predigeridos, esta especie consume las presas enteras. Un estudio del contenido estomacal de ejemplares de *Ps. ciliata* colectados en charcos temporarios del Parque Pereyra Iraola mostró que el consumo de larvas de mosquitos (tanto de *Ae. albifasciatus* como de *Cx.* spp.) se produce principalmente por parte del último estadio larval del predador, para el cual se hallaron restos de mosquitos inmaduros en aproximadamente la mitad de los ejemplares analizados (Campos *et al*., 2004).

Se ha comprobado la capacidad para capturar y consumir larvas de mosquitos para varias especies de insectos predadores en estudios experimentales. En la Fig. 3 se resume el número de larvas consumidas por algunos de los predadores más frecuentes en la región, diferenciando el consumo sobre larvas de *Ae. albifasciatus* (Campos *et al*., 2004) y de *Culex pipiens* (Pereyra *et al*., 2007; Fischer, inéd.).

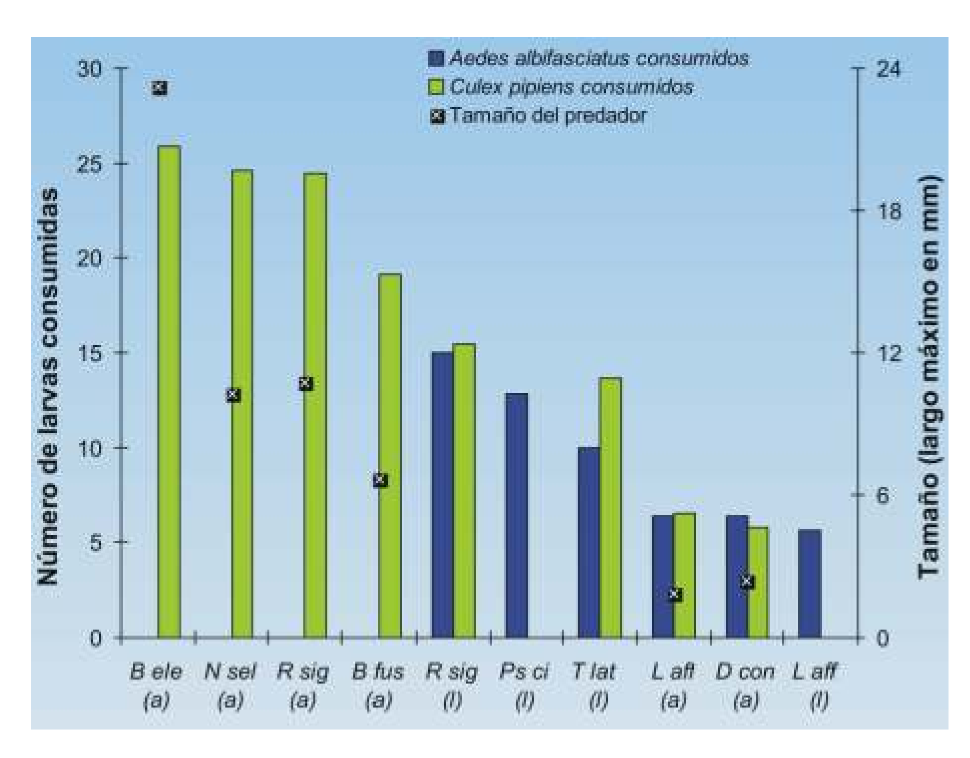


Figura 3. Capacidad de consumo en 24 horas de distintos insectos predadores (a: adultos, l: larvas) sobre larvas de *Ae. albifasciatus* y *Cx. pipiens* en laboratorio. Las especies de predadores incluidas en la figura son: *Belostoma elegans* (*B ele*), *Notonecta sellata* (*N sel*), *Rhantus signatus signatus* (*R sig*), *Buenoa fuscipennis* (*B fus*), *Ps. ciliata* (*Ps ci*), *Tropisternus lateralis limbatus* (*T lat*), *Liodessus affinis* (*L aff*), *D. concolor* (*D con*). Las barras ausentes se deben a que para algunos predadores solamente se dispone de información para una de las especies de presa. No se indican largos totales para las larvas predadoras debido a la gran variación dentro y entre estadios.

Para un mismo predador no se observan grandes diferencias en el consumo de larvas de *Aedes* o de *Culex*. Además la capacidad de consumo de los predadores tiene una relación directa con su tamaño tanto para los adultos (Fig. 3) como para las larvas cuando se diferencian los distintos estadios larvales (Pereyra *et al*., 2007). La dependencia del consumo respecto del tamaño del predador se registra particularmente para los estadios avanzados de mosquitos (predadores más grandes consumen mayor número de larvas de tercer y cuarto estadio), mientras que no se observan diferencias entre distintos predadores en el consumo de los primeros estadios larvales de mosquitos (Pereyra *et al.*, 2007).

Otra de las interacciones que pueden tener un efecto negativo sobre las poblaciones de mosquitos es el parasitismo. En Argentina fue estudiado con particular énfasis la interacción con el nematodo mermítido *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, principalmente afectando a estados inmaduros de *Ae. albifasciatus* en los alrededores de la ciudad de La Plata. Los estudios a lo largo del tiempo en algunos charcos seleccionados mostraron una gran variabilidad en el grado de parasitismo entre charcos (con una infección entre el 5 % y el 68.6 % de las larvas en promedio a lo largo de tres años), y entre cohortes dentro del mismo charco, con mínimos de 0 % de infección en todos los charcos, y máximos entre 27 % y 100 % dependiendo del charco (Micieli *et al*., 2012). Si bien en la mayor parte de los casos las larvas de mosquitos infectadas mueren en el cuarto estadio larval durante la emergencia de los nematodos, varios estudios mencionan la supervivencia de algunos individuos de *Ae. albifasciatus* (menos del 2 % del total) parasitados con uno o varios nematodos hasta el estado adulto, generalmente asociado a situaciones de alta prevalencia de infección (por ejemplo Campos y Sy, 2003). No es claro si la supervivencia de individuos infectados hasta el estado adulto se debe a que la infección se produce tardíamente durante el desarrollo larval o si es usual que una pequeña proporción de los individuos infectados puedan albergar nematodos que permanezcan hasta el estado adulto (por ejemplo Micieli *et al*., 2012). Ejemplares de *Ae. albifasciatus* adultos parasitados no mostraron una diferencia en el peso respecto de los no parasitados (Campos y Sy, 2003), y se observó una supervivencia máxima de varias semanas, similar a la de los individuos no parasitados, y la capacidad de volar y moverse libremente (Di Battista *et al*., 2015). Estos resultados sugieren que la supervivencia de algunos mosquitos parasitados podría ser parte de una estrategia de dispersión de los nematodos favoreciendo la colonización de nuevos ambientes. Serían necesarios estudios sobre un número amplio de charcos para evaluar si los resultados descriptos en relación a la prevalencia del parasitismo y la presencia ocasional de adultos parasitados son representativos para la región.

Dinámica temporal: la mayor parte de los estudios sobre las variaciones temporales en las comunidades o poblaciones de mosquitos fueron realizados a partir de las capturas de adultos mediante trampas de luz, sin diferenciar la permanencia del hábitat de procedencia de los individuos analizados. Esto permite aprovechar esos estudios solamente para unas pocas especies prácticamente exclusivas de ese tipo de hábitats, pero no para las especies más generalistas. En cambio, son más escasos los estudios que hayan analizado la variación interanual, estacional o de corto plazo de la comunidad de mosquitos inmaduros en charcos temporarios.

Con respecto a las variaciones interanuales, la especie para la que disponemos de información algo más completa es *Ae. albifasciatus*. En un estudio realizado en un charco de grandes dimensiones en los alrededores de La Plata se registró el mismo número de cohortes (seis) en dos años con distintos niveles de precipitación. Durante el primer año, en el cual las precipitaciones fueron inferiores a la media, tres de las cohortes mostraron densidades altas, mientras que durante el segundo año, más lluvioso, solamente fue alta la densidad para una de las cohortes. Estos autores observaron las cohortes con altas densidades durante eventos de anegamiento importantes, luego de que el ambiente acuático permaneció seco durante al menos una semana (García y Micieli, 2000). En otro estudio realizado en más de 50 charcos en la ciudad de Buenos Aires se registraron 16 cohortes de *Ae. albifasciatus* durante un año con precipitaciones normales, y solamente nueve cohortes y una menor infestación en los mismos charcos durante un año muy lluvioso (Fischer, 2003). Los resultados de ambos estudios sugieren que en la RMBA el desarrollo de altas abundancias de *Ae. albifasciatus* no se ve favorecido durante años muy lluviosos. Serían necesarios estudios de largo plazo para entender las relaciones en las abundancias de esta especie con la variabilidad climática interanual. Hasta donde sabemos no se realizó ningún estudio de este tipo para otras especies de mosquitos de charcos temporarios.

Las variaciones estacionales dependen de los cambios en la temperatura y las precipitaciones a lo largo del año, lo cual difiere entre las distintas regiones. A nivel poblacional la mayor parte de los estudios sobre las fluctuaciones estacionales fueron realizados para *Ae. albifasciatus*, tanto en la provin-

cia de Córdoba como en la RMBA, en ambas áreas esta especie es registrada durante todo el año. En Córdoba es posible hallar a esta especie tanto en la temporada cálida (Gleiser y Gorla, 1997) como en invierno (Fava *et al*., 2001), al igual que en la RMBA (por ejemplo Fontanarrosa *et al*., 2000). En Córdoba las mayores abundancias de adultos de esta especie se observan de noviembre a marzo en coincidencia con la temporada cálida y lluviosa (Gleiser y Gorla, 1997), pero también se registran estados inmaduros y adultos (Almirón *et al*., 2000) durante el invierno. En cambio en la RMBA, donde la estacionalidad es principalmente térmica, y las precipitaciones ocurren regularmente a lo largo de todo el año, las abundancias más altas de esta especie fueron registrados en distintas épocas del año dependiendo del régimen de anegamiento de los hábitats larvales (por ejemplo Maciá *et al.*, 1995). Los estados inmaduros fueron registrados mayoritariamente en verano (García y Micieli, 2000), otoño e invierno (Fischer *et al*., 2002), otoño y primavera (Fontanarrosa *et al.*, 2009), o primavera (Quiroga *et al*., 2013) dependiendo del período de estudio. La presencia de esta especie durante todo el año en regiones templadas puede explicarse por la tolerancia a las temperaturas invernales demostrada experimentalmente para las distintas etapas del ciclo de vida de esta especie. Para las poblaciones de Sarmiento (Chubut) y RMBA se demostró la capacidad de los huevos de sobrevivir a temperaturas inferiores a 0 ºC durante varias horas (Garzón *et al.*, 2013). Además, los huevos almacenados a temperaturas bajas (5 ºC) mostraron una alta supervivencia, superior al 40 % luego de un año, y del 11 % al cabo de treinta meses (Campos, 2008). En un experimento en condiciones de campo se observaron eclosiones de huevos a temperaturas medias diarias inferiores a 10 ºC en agosto (Campos y Sy, 2006). Tanto las poblaciones de Sarmiento (Chubut) como la de RMBA son capaces de completar el desarrollo preimaginal a 11 ºC, y la supervivencia es igual o mayor que a temperaturas altas (Garzón y Schweigmann, 2015). Estudios en condiciones naturales y seminaturales en Córdoba mostraron que las hembras tienen actividad gonadotrófica durante todo el invierno, y que pueden oviponer a partir de los 13 ºC. En este mismo estudio la supervivencia de los adultos fue más alta en invierno que en primavera (Fava *et al*., 2001).

Para *Ae. crinifer* los estadios larvales (Cardo *et al*., 2011b) y los adultos (Loetti *et al.*, 2007) fueron registrados durante todo el año en el delta del Paraná, mientras que en la RMBA se capturaron larvas (Ronderos *et al*., 1992) y adultos (Maciá *et al*., 1995) en primavera, verano y otoño. En la Ciudad de Buenos Aires las capturas de los adultos de esta especie estuvieron asociadas con temperaturas altas, especialmente a temperaturas medias diarias superiores a 26 ºC (Freire y Schweigmann, 2009).

Entre las especies del género *Aedes* registradas con menor abundancia, en RMBA se colectaron larvas de *Ae. scapularis* en primavera y otoño (Quiroga *et al.*, 2013), y adultos en verano y otoño asociados a temperaturas altas (Freire y Schweigmann, 2009). En el delta del Paraná se capturaron adultos de *Aedes serratus* durante la temporada cálida asociados con altas temperaturas (Loetti *et al*., 2007).

Dentro del género *Culex,* las larvas de *Cx. pipiens* fueron colectadas principalmente asociadas a altas temperaturas y altos niveles de anegamiento en verano (Fischer y Schweigmann, 2004), o en verano y otoño (Quiroga *et al*., 2013) en RMBA. Los estados inmaduros de *Cx. dolosus* en cambio fueron registrados asociados principalmente con altos niveles de anegamiento persistente (Fischer y Schweigmann, 2004), a lo largo de todo el año tanto en RMBA (Fontanarrosa *et al*., 2009) como en el delta del Paraná (Cardo *et al*., 2011b). *Culex maxi* se registra principalmente en otoño (Fischer *et al*., 2000), o en primavera (Fontanarrosa *et al*., 2009), y *Cx. tatoi* en otoño (por ejemplo Fontanarrosa *et al*., 2009) en RMBA.

Las especies de *Psorophora* fueron capturadas fundamentalmente en el estado adulto, y todas estuvieron asociadas a la temporada cálida. Por ejemplo se capturó *Ps. varinervis* en primavera y otoño en Corrientes (Ronderos *et al*., 1991), *Ps. ferox* en primavera a otoño tanto en la RMBA (Ronderos *et al*., 1992) como en el delta del Paraná (Loetti *et al*., 2007), y *Ps. albigenu* en verano y otoño en RMBA (Freire y Schweigmann, 2009). Por otro lado, en RMBA tanto *Ps. cyanescens* como *Psorophora discrucians* mostraron un único pico estival (Ronderos *et al*., 1992).

Las variaciones entre estudios para la misma especie dentro de la misma región geográfica probablemente respondan a diferencias interanuales en el patrón de precipitaciones y anegamiento de los sitios estudiados.

Finalmente, y con independencia de la época del año, desde el llenado de los charcos hasta su desecación se produce una sucesión de especies de mosquitos, determinada fundamentalmente por las estrategias de oviposición de las distintas especies. Las especies que oviponen sobre los sustratos húmedos propensos a anegarse son las que más rápidamente colonizan el hábitat, mientas que aquellas especies que requieren del agua para la oviposición recién llegan a los ambientes acuáticos un poco más tarde. En la RMBA, en los charcos de menor permanencia (equivalente a la duración del

ciclo de desarrollo de los mosquitos) es frecuente que se desarrollen solamente mosquitos de inundación, principalmente *Ae. albifasciatus*. En cambio, en los charcos de permanencia algo mayor, durante los primeros días posteriores al llenado de los ambientes acuáticos, se registra principalmente la presencia de larvas de *Ae. albifasciatus*, mientras que en los días subsiguientes se incrementa la abundancia de *Cx. pipiens, Cx. maxi* y *Cx. dolosus* (Fischer y Schweigmann, 2008). Esta secuencia temporal en la colonización determina que en los charcos de menor permanencia tengan una mayor predominancia las especies de inundación, mientras que en los de mayor permanencia sean otras las especies que predominan. Por ejemplo en la ciudad de Buenos Aires, el estudio de los charcos de dos grandes espacios verdes mostró que en los charcos de menor permanencia (llenados naturalmente por lluvia), predominó *Ae. albifasciatus*, mientras que en los charcos de mayor permanencia (llenados artificialmente por tuberías dañadas) predominaron especies del género *Culex* como *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus*, *Cx. maxi* y *Cx. tatoi* (Quiroga *et al*., 2013).

En síntesis, a pesar de que se han realizado numerosos estudios en charcos temporarios en Argentina, todavía quedan muchos aspectos pendientes por conocer, entre los cuales se podrían destacar aquellos relacionados con los factores climáticos, meteorológicos, ambientales y biológicos que determinan la dinámica poblacional y el éxito durante el desarrollo de las distintas especies.

Tabla 1. Detalle del período de estudio, frecuencia de muestreo, localización y tipo de información de los estudios sobre la comunidad de mosquitos en ambientes acuáticos temporarios.

Bibliografía	Período de muestreo	Nº de ambientes muestreados frecuencia de muestreo	Lugar	Tipo de información sobre mosquitos
Burroni *et al*., 2011	Enero 2001 y 2002	79 (una sola vez)	Tierra del Fuego	Cualitativo *
Burroni *et al.,* 2007	Enero 2003	109 (una sola vez)	Sarmiento (Chubut)	Cualitativo
Diaz-Nieto *et al*., 2013	Septiembre 2009 - Abril 2011	No especifica	Mar del Plata	Cualitativo
Campos *et al*., 2004	Verano y otoño 2001	4 (diario durante desarrollo de *Ae. albifasciatus*)	Parque Pereyra Iraola	Cualitativo
Micieli *et al*., 2012	Mayo 2007 - Mayo 2010	3 (semanal)	Punta Lara	Cualitativo
Fischer *et al*., 2000	Junio 1998 - Mayo 1999	70 (semanal)	Parque Saavedra (CABA)	Cuantitativo (ejemplares) *
Fontanarrosa *et al*., 2004	Abril 1998 - Diciembre 2000	3436 (una sola vez)	110 plazas CABA	Semicuantitativo (registros)
Fontanarrosa et al., 2009	Octubre 2001 - Octubre 2002	4 (tres veces por semana)	Palermo (CABA)	Cuantitativo (densidad) *
Quiroga *et al*., 2013	Abril 2007 - Enero 2008	55 (semanal)	PAA y PSI (CABA)	Cuantitativo (ejemplares) *
Urcola com. pers.	Octubre 2013 - Agosto 2014	12 (quincenal)	Bosque de Ezeiza	Cuantitativo (ejemplares) *
Cardo *et al*., 2011	Noviembre 2008 - Septiembre 2009	493 (una sola vez)	Bajo delta del Paraná	Semicuantitativo (registros)
Cardo *et al.,* 2012b	Diciembre 2009 - Noviembre 2010	322 (una sola vez)	Bajo delta del Paraná	Cuantitativo (ejemplares) *
Cardo *et al.,* 2013	Noviembre 2011 - Abril 2012	No especifica	Bajo delta del Paraná	Semicuantitativo (registros)
Pires y Gleiser, 2010	Enero - Abril 2006	25 (una sola vez)	Ciudad de Córdoba	Cuantitativo (ejemplares) *
Stein *et al.,* 2011	Junio 2001 - Octubre 2003	16 (quincenal)	Resistencia y alrededores	Cuantitativo (ejemplares) *

PSI: Plaza Sicilia, PAA: Parque Pioneros de la Antártida, CABA: Ciudad Autónoma de Buenos Aires. *Se señalan con * los estudios utilizados para calcular la dominancia.*

1. Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proc R Soc Lond B. 267: 739-745.
2. Almirón WA, Humeres SG, Gardenal CN. 1995. Distribution and hybridization between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 469-473.
3. Almirón WA, Ludueña Almeida FF, Brewer M. 2000. Relative abundance and gonotrophic status of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) during the autumn-winter period in Córdoba province, Argentina. J Med Entomol. 37: 16-20.
4. Becker N, Petric D, Zgomba M, Boase C, Dahl C. Madon M, Kaiser A. 2010. Mosquitoes and their control. Springer. Berlin.
5. Bejarán R, Fischer S, De Garin A, Schweigmann N. 2008. Probable trajectories associated with the transport of *Ochlerotatus albifasciatus* during a strong wind event in Buenos Aires City (Argentina). Meteorol Appl. 15: 243-248.
6. Blaustein L, Chase JM. 2007. Interactions between mosquito larvae and species that share the same trophic level. Annu Rev Entomol. 52: 489-507.
7. Burroni N, Loetti V, Freire G, Jensen O, Schweigmann N. 2007. New record and larval habitats of *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) in an irrigated area of Patagonia, Chubut province, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 102: 237-239.
8. Burroni NE, Marinone MC, Freire MG, Schweigmann N, Loetti MV. 2011. Invertebrate communities from different wetland types of Tierra del Fuego. Insect Conserv Diver. 4: 39-45.
9. Burroni NE, Loetti MV, Marinone MC, Freire MG, Schweigmann N. 2013. Larval habitat of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in the southern edge of the Americas, Tierra del Fuego Island. Open J Anim Sci. 3: 5-10.
10. Campos RE, Sy VE. 2003. Mortality in immatures of the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and effects of parasitism by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) in Buenos Aires Province, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 98: 199-208.
11. Campos RE, Fernández LA, Sy VE. 2004. Study of the insects associated with the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and their possible predators in Buenos Aires province, Argentina. Hydrobiologia. 524: 91-102.
12. Campos RE, Sy VE. 2006. Variation in the hatching response of *Ochlerotatus albifasciatus* egg batches (Diptera: Culicidae) in temperate Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 101: 47-53.
13. Campos RE. 2008. Long-term storage and viability of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae). Mem Inst Oswaldo Cruz. 103: 115-117.
14. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2011a. Community structure of ground water breeding mosquitoes driven by land use in a temperate wetland of Argentina. Acta Trop. 119: 76-83.
15. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2011b. Environmental predictors of the occurrence of ground water mosquito immatures in the Paraná lower delta. J Med Entomol. 48: 991-998.
16. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2012a. Immature mosquitoes from groundwater habitats in a temperate wetland of Argentina: environmental associations and seasonal variation of community attributes. J Am Mosq Control Assoc. 28: 151-159.
17. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2012b. Oviposition strategies of temporary pool mosquitoes in relation to weather, tidal regime and land use in a temperate wetland. Bull Entomol Res. 102: 651-662.
18. Cardo MV, Vezzani D, Carbajo AE. 2013. The role of the landscape in structuring immature mosquito assemblages in wetlands. Wetl Ecol Manag. 21: 55-70.
19. Chase JM, Knight TM. 2003. Drought-induced mosquito outbreaks in wetlands. Ecol Lett. 6: 1017-1024.
20. De Souza GB, Panzetta de Dutari G, Gardenal CN. 1999. Genetic structure of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) populations in central Argentina determined by Random Amplified Polymorphic DNA-Polymerase chain reaction markers. J Med Entomol. 36: 400-404.
21. Diaz-Nieto LM, Maciá A, Parisi G, Farina JL, Vidal-Domínguez ME, Perotti MA, Berón CM. 2013. Distribution of mosquitoes in the south east of Argentina and first report on the analysis based on 18S rDNA and COI sequences. Plos One. 8: e75516.
22. Di Battista CM, Fischer S, Campos RE. 2015. Parasitism prevalence and survival time of adult *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) parasitized by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae. J Vector Ecol. 40: 393-397.
23. Fava FD, Ludueña Almeida FF, Almirón WR, Brewer M. 2001. Winter biology of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) from Córdoba, Argentina. J Med Entomol. 38: 253-259.
24. Fischer S, Marinone MC, Fontanarrosa MS, Nieves M, Schweigmann N. 2000. Urban rain pools: seasonal dynamics and entomofauna in a park of Buenos Aires. Hydrobiologia. 441: 45-53.
25. Fischer S, Marinone MC, Schweigmann N. 2002. *Ochlerotatus albifasciatus* in rain pools of Buenos Aires: seasonal dynamics and relation to environmental variables. Mem Inst Oswaldo Cruz. 97: 767-773.
26. Fischer S. 2003. Dinámica estacional de insectos acuáticos en ambientes efímeros urbanos con énfasis en los culícidos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
27. Fischer S, Schweigmann N. 2004. *Culex* mosquitoes in temporary urban rain pols: Seasonal dynamics and relation to environmental variables. J Vector Ecol. 29: 365-373.
28. Fischer S, y Schweigmann N. 2008. Association of immature mosquitoes and predatory insects in urban rain pools. J Vector Ecol. 33: 46-55.
29. Fischer S, Sy V, Campos RE, Otero M. 2014. Effects of larval density and habitat drying on developmental success of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in urban rain pools: evidence from field and experimental studies. J Med Entomol. 51: 1175-1181.
30. Fontanarrosa MS, Marinone MC, Fischer S, Orellano P, Schweigmann N. 2000. Effects of flooding and temperature on *Aedes albifasciatus* development time and larval density in two rain pools at Buenos Aires University City. Mem Inst Oswaldo Cruz. 95: 787-793.
31. Fontanarrosa MS, Torres PLM, Michat MC. 2004. Comunidades de insectos acuáticos de charcos temporarios y lagunas en la ciudad de Buenos Aires. Rev Soc Entomol Argent. 63: 55-65.
32. Fontanarrosa M, Collantes MB, Bachmann AO. 2009. Seasonal patterns of the insect community structure in urban rain pools of temperate Argentina. J Insect Sci. 9: 10.
33. Freire MG, Schweigmann NJ. 2009. Effect of temperature on the flight activity of culicids in Buenos Aires City, Argentina. J Nat Hist. 43: 2167-2177.
34. García JJ, Micieli MV. 2000. Estacionalidad poblacional de los estados inmaduros de *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Biol Trop. 48: 623-628.
35. Garzón MJ, Jensen O, Schweigmann N. 2013. Resistance to freezing temperatures in *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Macquart) eggs (Diptera: Culicidae) from two different climatic regions of Argentina. J Vector Ecol. 38: 339-344.
36. Garzón, MJ, Jensen, O, Schweigmann, N. 2014. Environmental factors related to the abundance and activity of *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) in an agricultural landscape of steppe arid climate. J Med Entomol. 51: 733-741.
37. Garzón MJ, Schweigmann N. 2015. Thermal response in pre-imaginal biology of *Ochlerotatus albifasciatus* from two different climatic regions. Med Vet Entomol. 29: 380-386.
38. Gleiser RM, Gorla DE. 1997. Abundancia de *Aedes (Ochlerotatus) albifasciatus* (Diptera: Culicidae) en el sur de la laguna Mar Chiquita. Ecol Austral. 7: 20-27.
39. Gleiser RM, Urrutia J, Gorla DE. 2000a. Effects of crowding on populations of *Aedes albifasciatus* larvae under laboratory conditions. Entomol Exp Appl. 95: 135-140.
40. Gleiser RM, Urrutia J, Gorla DE. 2000b. Body size variation of the floodwater mosquito *Aedes albifasciatus* in central Argentina. Med Vet Entomol. 14: 38-43.
41. Gleiser RM, Schelotto G, Gorla DE. 2002. Spatial pattern of abundance of the mosquito, *Ochlerotatus albifasciatus,* in relation to habitat characteristics. Med Vet Entomol. 16: 364.371.
42. Juliano SA. 2007. Population dynamics. J Am Mosq Control Assoc. 23: 265-275.
43. Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: Context dependence across habitat gradients. Annu Rev Entomol. 54: 37-56.
44. Lawton JH. 1999. Are there general laws in ecology?. Oikos. 84: 177-192.
45. Loetti V, Burroni N, Vezzani D. 2007. Seasonal and daily activity patterns of human biting mosquitoes in a wetland system in Argentina. J Vector Ecol. 32: 358-365.
46. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1995. Bionomics of *Aedes albifasciatus* and *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) and its natural enemies in Punta Lara, Buenos Aires. Neotrópica. 41: 105-106.
47. Micieli MV, Risso P, Achinelli MF, Villar MdlM, Muttis E. 2012. Population dynamics between the mermithid *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) and the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) over time. Biol Control. 61: 55-63.
48. Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators. J Am Mosq Control Assoc. 23: 93-109.
49. Pereyra D, Fischer S, Michat MC, Torres PLM, Schweigmann N. 2007. Efecto del tamaño y estadio de los predadores sobre el consumo de larvas de distintos estadios de *Culex* (Diptera: Culicidae). Biol Acuat. 23: 67.
50. Pires DA, Gleiser RM. 2010. Mosquito fauna inhabiting water bodies in the urban environment of Córdoba city, Argentina, following a St. Louis encephalitis outbreak. J Vector Ecol 35: 401-409.
51. Platzer EG. 1981. Biological control of mosquitoes with mermithids. J Nematol. 13: 257-262.
52. Quiroga L, Fischer S, Schweigmann N. 2013. Immature mosquitoes associated with urban parklands: implications for water and mosquito management. J Am Mosq Control Assoc. 29: 27-32.
53. Quiroz-Martínez H, Rodríguez-Castro A. 2007. Aquatic insects as predators of mosquito larvae. J Am Mosq Control Assoc. 23: 110-117.
54. Ronderos RA, Schnack JA, Spinelli GR. 1991. Species composition

and ecology of Culicidae from areas influenced by the Salto Grande Dam lake. Rev Bras Ent. 35:17-28.

55. Ronderos RA, Schnack JA, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical pampasico (Insecta: Diptera). Graellsia. 48: 3-8.

56. Schneider DW, Frost TM. 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. J N Am Benthol Soc. 15: 61-86.

57. Schwartz SS, Jenkins DG. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. Aquat Ecol. 34: 3-8.

58. Senise LV, Sallum MAM. 2008. Redescription of *Culex (Culex) dolosus* (Lynch Arribálzaga) (Diptera: Culicidae), based on specimens from Pico do Itapeva, Cerro da Mantiqueira Sao Paulo, Brazil. Zootaxa. 1683: 51-62.

59. Stein M, Ludueña Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011. Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz 106: 400-407.

60. Urcola JI, Fischer S. 2015. First record and larval habitat description of *Culex (Melanoconion) pilosus* from Buenos Aires province, Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 31: 271-274.

61. Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. Annu Rev Ecol Syst. 27: 337-363.

62. Williams DD. 1996. Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. J N Am Benthol Soc. 15: 634-650.

63. Williamas DD. 2006. The biology of temporary waters. Oxford University Press. Oxford.

Mosquitos que crían en microambientes acuáticos naturales

Raúl E. **Campos** [1]
Raquel M. **Gleiser** [2]

[1] Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", Universidad Nacional de La Plata - CONICET, CCT La Plata. La Plata, Buenos Aires.
[2] Centro de Relevamiento y Evaluación de Recursos Agrícolas y Naturales - IMBIV (CONICET - UNC); Cátedra de Ecología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Córdoba.

rcampos@ilpla.edu.ar
raquel.gleiser@unc.edu.ar

Los microambientes acuáticos son hábitats temporarios que congregan comunidades que pueden estar sometidas a extinciones locales. Esos microcosmos tienen importancia por sus características ecológicas, evolutivas y sanitarias. Según el origen de la cubeta, pueden clasificarse en fitotelmata de origen vegetal, gastrotelmata de origen animal, y huecos en rocas de origen inorgánico. En este capítulo presentamos los mosquitos de la fauna de Argentina que crían en cada tipo de microambientes y exponemos una revisión de los estudios realizados en el país. De los microambientes conocidos, las fitotelmata fueron los más estudiados, y dentro de ellas, los formados en axilas de Bromeliaceae y de Apiaceae, tallos de bambúes y huecos de los árboles, recibieron la mayor atención por ser las más conspicuas. Las gastrotelmata y los huecos en las rocas fueron los menos estudiados, debido quizás, a que se hallan circunscriptos a regiones específicas. De las 242 especies de mosquitos citadas para Argentina, las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites*, *Haemagogus*, *Orthopodomyia*, *Limatus*, *Trichoprosopon*, *Isostomyia*, *Onirion*, *Runchomyia*, *Sabethes* y *Wyeomyia*, son habitantes exclusivos de microambientes acuáticos naturales, utilizando algunas de ellas, secundariamente, contenedores artificiales. Algunas especies de los géneros *Anopheles*, *Aedes*, *Culex* y *Uranotaenia*, también usan estos ambientes como sitios de cría sin ser habitantes exclusivos. Se conoce la planta hospedadora del 50,6 % de las 85 especies de mosquitos de Argentina cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata, proviniendo la mayor cantidad de registros de la selva Paranaense.

Introducción

¿Qué son los microambientes acuáticos naturales?

Los microambientes acuáticos son ambientes temporarios que congregan comunidades que están sometidas a extinciones locales. La supervivencia de los individuos depende de sus tolerancias fisiológicas o de sus habilidades para migrar hacia otro microambiente. Algunos cuerpos de agua, como los huecos de los árboles y los huecos en las rocas, experimentan una fase de sequía recurrente, siendo el elemento determinante la naturaleza cíclica de las sequías regionales. Las especies que habitan en esos ambientes temporales están generalmente adaptadas para hacer frente a la pérdida de agua. De hecho, muchas especies se han extendido más allá de los límites naturales, colonizando microambientes que han sido creados por el hombre, tales como recipientes artificiales. Las características fisicoquímicas de las aguas temporales influyen fuertemente en las biotas, como también los factores biológicos. Muchas especies pioneras exhiben características oportunistas y también mecanismos tales como la diapausa, que les permiten colonizar y permanecer en este tipo de ambientes (Williams, 2006).

Los microambientes acuáticos tienen una importancia biológica considerable, tanto desde los aspectos ecológicos, evolutivos como sanitarios. Blaustein y Schwartz (2001) describen las razones para su estudio: las aguas temporales pueden contribuir a nuestra comprensión general de "efímero", especialmente en lo relacionado con las historias de vida, la dinámica de las poblaciones y la organización

de la comunidad; estos hábitats representan sistemas apropiados para estudiar conceptos ecológicos, debido a que son susceptibles a experimentos de manipulación, ya que su abundancia y tamaño reducido permite la replicación. Además, aquellos hábitats con comunidades simples pueden ser reproducidos en condiciones seminaturales o artificiales. Por otro lado, los microambientes temporales con frecuencia albergan vectores de organismos patógenos, además de contener muchas especies importantes desde el aspecto de la biodiversidad. A esto puede añadirse que, en un contexto biogeográfico, existe evidencia que sugiere que algunos ambientes temporales pueden haber actuado como rutas de dispersión para los taxones que poseen estados latentes capaces de movilizarse de 'isla en isla' (Stemberger, 1995).

Muchos estudios sobre microambientes acuáticos naturales tratan sobre las comunidades de macroinvertebrados; sin embargo, los mayores aportes al conocimiento de estos microambientes provienen de estudios de poblaciones de Culicidae debido a su rol como vectores de patógenos. El conocimiento de los microambientes acuáticos y de las comunidades de mosquitos que los habitan, nos permiten comprender, en parte, los mecanismos de dispersión de las especies, en particular las transmisoras de enfermedades e invasoras. Por otro lado, debido a la asociación y especificidad de las especies de mosquitos nativas con las plantas hospedadoras, estos microambientes podrían considerarse como indicadores de la pérdida de diversidad biológica en áreas perturbadas por la actividad humana.

En este capítulo presentamos un compendio de los conocimientos de Argentina referidos a los microambientes acuáticos y las especies de mosquitos que los habitan.

Estado del conocimiento sobre mosquitos que habitan en microambientes acuáticos

Los microambientes acuáticos naturales utilizados por los mosquitos como sitio de cría podemos clasificarlos según el origen de la cubeta en fitotelmata de origen vegetal, gastrotelmata de origen animal, y huecos en rocas de origen inorgánico. Los más estudiados fueron las fitotelmata, siendo menos conocidos los otros microambientes.

Fitotelmata

En 1928 se acuñó la palabra fitotelma (gr. *φυτον*= planta, *τελμα*= pantano) para denominar los microambientes acuáticos que se forman en oquedades de plantas vivas (Vargas, 1928). Posteriormente se incluyeron bajo el mismo término a los microambientes formados por el agua de lluvia retenida en superficies cóncavas de hojas, brácteas y frutos caídos, y hongos cuya morfología delimitan pequeñas cavidades. Si bien Vargas introdujo el término fitotelma (plural: fitotelmata), estos microambientes ya eran conocidos por la cultura China. Frank y Lounibos (1983) mencionan que durante la Dinastía acaecida entre 618 y 905 AC, Ch'en Ts'ang-ch'i se refirió a estos microambientes diciendo: "*Beyond the Great Wall there is a wen mu t´sai, in the leaves there are living insects which change into mosquitoes* (Pen T'sao Shih-yi)"[1]; ese es el registro más antiguo que se conoce de este tipo de microambiente. Las fitotelmata conforman el grupo más diverso de microambientes acuáticos, con una amplia variedad de formas y características que le son propias.

En occidente, el estudio sobre fitotelmata tomó mayor realce en la década de 1980 con motivo de celebrarse el Simposio: *Phytotelmata: Terrestrial Plants as Hosts of Aquatic Insect Communities* concebido y organizado por Durland Fish. Durante ese evento, se publicó con el mismo título que el simposio, una de las obras más relevantes sobre fitotelmata, editada por J. H. Frank y L. P. Lounibos (1983). En 2001, seguida de la segunda edición en 2004, R. L. Kitching publicó el libro *Food Webs and Container Habitats: The Natural History and Ecology of Phytotelmata*, en donde realiza un exhaustivo análisis de las redes tróficas que acontecen en las fitotelmata (Kitching 2004). Otras obras relevantes son las revisiones realizadas por Greeney (2001) y Frank y Lounibos (2009). Un libro destacado pero poco conocido en occidente, debido a que fue escrito en japonés, es *Phytotelmata: Small Habitats Support Biodiversity*, publicada por Motoyoshi Mogi (1999), quien impulsó el estudio de las fitotelmata en Oriente.

Las fitotelmata se distribuyen en todos los continentes excepto Antártida, pero la mayor diversidad se encuentra en las regiones tropicales y subtropicales en donde la diversidad de plantas con capacidad de retener agua es alta. Sin embargo, también se las encuentra en regiones con escaso

[1] Más allá de la Gran Muralla hay *wen mu t´sai* (plantas que producen mosquitos), en las hojas hay insectos vivos que se convierten en mosquitos (Pen T'sao Shih-yi).

régimen de lluvias, y en donde las temperaturas son templadas a frías. Se conocen unas 1.500 especies de plantas donde los insectos acuáticos pueden encontrar hábitats adecuados para su desarrollo. Extensas listas de los tipos de fitotelmata fueron presentadas por Fish (1983) y Machado-Allison *et al*. (1985); sin embargo, la mayoría de los estudios ecológicos se han centrado en un grupo reducido de plantas que incluye a las Bromeliaceae nativas del Nuevo Mundo; Heliconiaceae de Centro y Sud América, e Indonesia; Araceae de distribución cosmopolita y Bambuceae, predominantemente de Asia, aunque no menos se ha estudiado sobre las comunidades que habitan en huecos de árboles de diversas especies. Un tipo especial de fitotelmata, debido a su característica de insectívoras, son las que se forman en las llamadas *Pitcher plants* (plantas-jarra) pertenecientes a las familias Sarraceniaceae y Nepenthaceae. A pesar de tener la capacidad de digerir a los organismos que quedan atrapados en ellas, algunos se han adaptado a vivir en el fluido digestivo sin ser afectados (Beaver, 1983). Son estas fitotelmata las que evidencian procesos coevolutivos más estrechos entre la planta y los organismos que las habitan.

En las fitotelmata se desarrolla una comunidad específica en cuyas redes tróficas están involucrados tanto los organismos acuáticos como especies terrestres que las visitan, ya sea buscando refugio o presas (Frank y Lounibos, 1983). Estos microambientes han sido abordados desde diversos aspectos, principalmente se han llevado a cabo estudios para investigar fenómenos como competencia entre especies (ej. Naeem, 1990), depredación (ej. Lounibos *et al*., 1987), redes alimentarias (ej. Kitching, 2001), dinámica de poblaciones de especies de insectos en relación con factores ambientales (ej. Bradshaw y Holzapfel, 1977), procesos de colonización (ej. Richardson y Hull, 2000), y competencia y desplazamiento de especies nativas por exóticas (ej. Lounibos *et al*., 2001, 2003).

En base a la estructura de la planta en donde se forma el cuerpo de agua, las principales fitotelmata se pueden clasificar en siete categorías: (1) axilas de las hojas, (2) hojas modificadas, (3) huecos en los troncos de los árboles, (4) tallos de bambú, (5) flores, (6) frutos y vainas y (7) hongos. En las dos primeras categorías la oquedad se forma en tallos leñosos que algunos autores agruparon bajo el nombre dendrotelmata. (1) En el caso de los huecos en los árboles, se pueden formar por rotura y putrefacción de los troncos (Fig. 1A), o por la bifurcación de ramas durante el crecimiento del árbol (Fig. 1B). En algunas especies de árboles, es frecuente que se formen cavidades en la base como consecuencia del crecimiento de las raíces. (2) En los tallos de bambú se constituyen las fitotelmata más simples desde el punto de vista de su arquitectura. Cada tallo hueco tiene forma cilíndrica, con paredes lisas y verticales que conforman el recipiente en donde se va a alojar la comunidad acuática. Se pueden distinguir dos tipos de fitotelmata, los que se forman cuando el tallo se quiebra, o es cortado en la parte superior del internudo, dando lugar a un tocón abierto o parcialmente abierto (Fig. 2A), o cuando la caña es perforada por un insecto barrenador, permaneciendo intactos ambos tabiques del internudo (Fig. 2B). Los internudos cerrados acumulan fluidos que son producto del exudado de la caña, convirtiéndose en fitotelmata sólo cuando son perforados, permitiendo el ingreso de los organismos que van a conformar la comunidad acuática. Una característica de los internudos es que además de la fitotelma, queda delimitada por encima de ella un espacio aéreo que es ocupado por macroinvertebrados terrestres, aportando nutrientes al agua, a través de sus excrementos y del transporte de desechos. (3) Muchas plantas herbáceas, con hojas envainadas e imbricadas, tienen la capacidad de retener agua de lluvia dando origen a una fitotelma (Fig. 3). Las más conocidas son las bromelias-tanques que pueden retener varios litros de agua en la cavidad que se forma en el centro de la planta, pudiendo albergar comunidades acuáticas compuestas tanto por invertebrados como por pequeños vertebrados. (4) Las Nepenthaceae (Fig. 4A) y Sarraceniaceae (Fig. 4B) son plantas insectívoras cuyas hojas están modificadas para atrapar insectos. En ellas se desarrolla una comunidad muy específica conformada por insectos que toleran las enzimas digestivas de la planta. (5) Algunas Heliconiaceae tienen sus flores dispuestas de tal modo que pueden acumular agua de lluvia. En ellas se desarrolla una comunidad con organismos cuyos ciclos de vida son lo suficientemente breves permitiendo que los adultos puedan emerger antes que la flor entre en estado senescente. (6) Algunas plantas tropicales tienen frutos con cáscaras gruesas que una vez que se desprenden de las plantas, al caer al suelo, se abren delimitando una cavidad que al llenarse de agua de lluvia da origen a la fitotelma. Otras poseen vainas florales coriáceas que al caer al suelo, en las selvas húmedas, retienen agua por largo tiempo, suministrando un microambiente que es colonizado por insectos acuáticos (Fig. 5). (7) Un grupo raro y poco conocido, son las fitotelmata que se forman en oquedades de algunas especies de hongos (Fig. 6). Las categorías 4 y 5 no están presentes en Argentina. En la categoría 7, si bien está presente, no se han reportados mosquitos que los utilicen como sitio de cría.

Mosquitos de la fauna Argentina que se crían en fitotelmata:

La fauna de mosquitos de Argentina está compuesta por 242 especies (Rossi, 2015), de las cuales las pertenecientes a los géneros *Toxorhynchites*, *Haemagogus*, *Orthopodomyia*, *Limatus*, *Trichoprosopon*, *Isostomyia*, *Onirion*, *Runchomyia*, *Sabethes* y *Wyeomyia*, utilizan como sitio de cría microambientes acuáticos naturales, utilizando algunas de ellas, secundariamente, contenedores artificiales. Los géneros *Anopheles*, *Aedes*, *Culex* y *Uranotaenia* agrupan especies, algunas de las cuales utilizan como sitio de cría cuerpos de agua en el suelo, y otras microambientes acuáticos, aunque algunas especies pertenecientes a subgéneros específicos, se desarrollan exclusivamente en fitotelmata. Por otro lado, hay especies ubicuas que pueden utilizar indistintamente microambientes o cuerpos de agua en el suelo. Ninguna de las especies de los géneros *Aedeomyia*, *Chagasia*, *Psorophora*, *Mansonia* y *Coquillettidia*, utilizan microambientes acuáticos como sitio de cría.

Ocasionalmente pueden encontrarse en fitotelmata terrestres, algunas larvas o pupas pertenecientes a especies que crían en ambientes temporarios o efímeros. Esta situación se presenta cuando las plantas quedan sumergidas temporalmente a causa del anegamiento del suelo, ya sea por lluvias o desborde de ríos o arroyos. Al retirarse el agua, algunas larvas que se desarrollan en los charcos, pueden quedar atrapadas en el agua de la fitotelma y continuar su desarrollo.

Géneros de mosquitos cuyas especies habitan exclusivamente en fitotelmata[2]:

Los géneros cuyas especies pertenecen a esta categoría son: *Toxorhynchites* (7 especies), *Orthopodomyia* (3), *Haemagogus* (4), *Limatus* (1), *Isostomyia* (2), *Onirion* (2), *Sabethes* (12), *Trichoprosopon* (5) y *Wyeomyia* (22). Los seis últimos géneros pertenecen a la tribu Sabethini y agrupan a 46 especies (Tabla 1).

Toxorhynchites es el único género de la tribu Toxorhynchitini y contiene a los mosquitos de mayor tamaño. Son básicamente mosquitos de zonas forestadas y su principal sitio de cría son los huecos de los árboles, axilas de bromelias e internudos de bambú. Sus larvas son depredadoras alimentándose tanto de macroinvertebrados acuáticos como terrestres. Los terrestres, los captura cuando éstos se posan sobre la superficie del agua o cuando caen y quedan atrapados por la película de agua (Campos y Lounibos, 2000). En Argentina los estados inmaduros de *Toxorhynchites* han sido hallados en el agua retenida en las axilas de bromeliáceas, huecos de árboles, e internudos de bambú. Todas las especies se distribuyen exclusivamente en la región subtropical (norte del país), excepto *Tx. theobaldi*, que además ingresa desde el norte a la región templada a través de la selva en galería que se dispone a lo largo de la costa del Río de la Plata (Campos, 1994).

Orthopodomyia es el único género de la tribu Orthopodomyiini, sus estados inmaduros se desarrollan en huecos de árboles, internudos de bambú y axilas de bromeliáceas en regiones tropicales y subtropicales. En Argentina, dos de las especies (Tabla 1) se encuentran en las provincias del norte. *Orthopodomyia peytoni* es la única especie de este género que está presente en el norte de la Patagonia (Leguizamón y Carpintero, 2004). No se conocen datos ecológicos de las especies de *Orthopodomyia* presentes en Argentina.

Haemagogus es un género perteneciente a la tribu Aedini. Las especies de este género viven en la selva, principalmente en la parte alta alimentándose sobre monos, aunque pueden bajar y picar al hombre. Sus estados inmaduros se desarrollan en huecos de árboles y bambú, pudiendo hallárselos también en recipientes artificiales. Los huevos de algunas especies pueden soportar desecación (Service, 1993). De las cuatro especies del género *Haemagogus* presentes en Argentina (Tabla 1), dos han sido reportadas de huecos de árboles, *Hg. leucocelaenus* en Misiones y *Hg. spegazzini* en Salta (Tabla 2).

Sabethini es la tribu que contiene la mayor cantidad de géneros y especies cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata de Argentina. Utilizan todos los tipos de fitotelmata, pero existe una fuerte especificidad entre la especie de mosquito y la planta que selecciona como sitio de cría:

Limatus durhamii es la única especie de este género presente en Argentina, y sus larvas fueron colectadas de brácteas florales de la palmera *Euterpes edulis* Martius, conviviendo con otras especies de culícidos (Tabla 2). Esta especie típica de fitotelmata, recientemente fue hallada criando en conchas de caracoles (ver Gastrotelmata).

Isostomyia, al igual que la mayoría de los Sabethini son de zonas tropicales y subtropicales, sin embargo en Argentina, *Isostomyia paranensis* se extiende hasta el norte de la región templada utilizando como microhábitat las axilas de las ciperáceas (Tabla 2). Sus larvas son depredadoras facultativas, toman a la presa con las maxilas y extraen los tejidos blandos sin ingerir la cutícula.

[2] Algunas especies son halladas frecuentemente en recipientes artificiales.

Onirion es un género creado recientemente, cuyas especies netamente Neotropicales estaban incluidas en el género *Wyeomyia* (Harbach y Peyton, 2000). En Argentina se encontraron a las larvas de *Onirion brucei* en las axilas de una Araceae (Tabla 2).

Sabethes es un género cuyas larvas se crían principalmente en huecos de árboles y bambú. Estados inmaduros de cinco especies han sido hallados en esos dos tipos de microambientes, pero siguen siendo desconocidos los sitios de cría de la mayoría de las especies presentes en Argentina (Tabla 2).

Trichoprosopon utiliza como sitio de cría una amplia variedad de fitotelmata, como huecos de árboles, tallos de bambúes, Heliconiaceae, Araceae, cáscaras de frutos, etc. En Argentina se han hallado especies de este género en Bromeliacea, Arecaceae y Bambuceae (Tabla 2). Las larvas son consideradas depredadoras excepto aquellas especies que poseen maxilas pequeñas (Lane, 1953).

Wyeomyia es un género netamente Neotropical, excepto por *Wyeomyia smithi* (Coquillett) restricta a la región Paleártica. Las larvas se desarrollan en el agua retenida en bromeliáceas, Araceae, Heliconiaceae, *Typha*, internudos de bambúes y huecos de árboles (Lane, 1953). En Argentina, de las 22 especies conocidas se reportaron los sitios de cría de nueve, siendo los bambúes y las axilas de las bromeliáceas las que albergan mayor cantidad de especies. Otras plantas identificadas como sitio de cría de las especies de *Wyeomyia*, son las pertenecientes a las familias Araceae, Arecaceae, Cyperaceae, Equisetaceae, Poaceae (Ehrhartoideae), y Typhaceae (Tabla 2).

Subgéneros de mosquitos cuyas especies habitan exclusivamente en fitotelmata:

El Subgénero *Anopheles* (*Kerteszia*) está representado por tres especies (Tabla 1) todas ellas presentes únicamente en la provincia de Misiones. *Anopheles bambusicolus* fue hallada criando en internudos de bambú y *An. cruzzi,* en las axilas de bromeliáceas (Tabla 2). Los reportes datan de principios de la década del 60 (García y Ronderos, 1962) y hasta la actualidad, no se conocen aspectos de su biología.

El género *Culex* es el de mayor riqueza de especies en Argentina y agrupa a tres subgéneros cuyas especies son habitantes estrictos de fitotelmata: *Anoedioporpa*, *Microculex* (Lane, 1953) y *Phytotelmatomyia* (Rossi y Harbach, 2008). Se conocen tres especies de *Anoedioporpa* (Tabla 1) siendo los huecos de los árboles los microhábitat utilizados por ellas (Casal *et al*., 1968; Rossi y Lestani, 2014). *Culex chaguanco* también se lo encontró en las brácteas florales de la palmera *E. edulis* que yacen en el suelo de la selva (Campos *et al*., 2011) (Tabla 2). El subgénero *Microculex* está representado por cuatro especies (Tabla 1). Los estados inmaduros de *Culex davisi*, *Cx. imitator* y *Cx. pleuristriatus* fueron hallados exclusivamente en las axilas de bromeliáceas terrestres y epífitas, y *Cx. neglectus* en internudos de bambú (Tabla 2) tanto en las selvas húmedas del noroeste y del noreste, como en los bosques xerófilos de la provincia biogeográfica del Espinal. Las especies pertenecientes a *Phytotelmatomyia* (Tabla 1) habían sido asociadas exclusivamente a las Apiaceae del género *Eryngium* L. Sin embargo, recientemente se reportaron larvas de *Cx. hepperi* en axilas de *Sagittaria montevidensis* Cham. y Schltdl. y en una especie exótica del género *Alocasia* (Schott) G. Don. En esta última planta también se hallaron larvas de *Cx.* (*Phytotelmatomyia*) *castroi* (Albicócco *et al*., 2011) (Tabla 2).

Aedes (*Stegomyia*) es un subgénero exótico, representado en Argentina por dos especies, *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, la primera con una amplia distribución geográfica, presente en 19 provincias, mientras que la segunda está restringida a la provincia de Misiones (Rossi, 2015). Estados inmaduros de *Ae. aegypti* fueron hallados en huecos de árboles (Mangudo *et al*., 2014, 2015), Araceae (Campos *et al*., 2011) y Bromeliaceae (Stein *et al.*, 2013a) en la región subtropical (noroeste y noreste de Argentina), no así en la región templada, en donde esta especie se encuentra presente y con poblaciones numéricamente abundantes. *Aedes albopictus* es un habitante frecuente en huecos de árboles, siendo éste uno de los ambientes naturales más utilizado (Hawley, 1988), aunque también se lo halló en bromeliáceas (Natal *et al*., 1997). En Argentina, *Ae. albopictus* fue reportada exclusivamente de contenedores artificiales en un área restringida de la provincia de Misiones (Rossi *et al*., 1999; Schweigmann *et al*., 2004). Los datos provienen de pesquisas realizadas en viviendas, principalmente en recipientes artificiales, existiendo una alta probabilidad que *Ae. albopictus* esté presente en los huecos de los árboles, dado que las localidades inspeccionadas se hallan en una zona subtropical extensamente forestada.

Especies de mosquitos pertenecientes a géneros generalistas que habitan exclusivamente en fitotelmata:

Entre las especies de este grupo, se conocen tres que utilizan fitotelmata como sitio de cría, dos pertenecen al género *Culex*, subgénero *Culex* y una al subgénero *Carrollia*.

Culex (*Cux.*) *spinosus* fue descripta por Lutz (1905) a través de adultos de ambos sexos obtenidos de larvas colectadas de las axilas formadas por las

hojas basales de *Eriocaulon ligulatum* (Vell.) L. B. Smith (Syn.: *Eriocaulon vaginatum* Körn) (Eriocaulaceae) y *Eryngium alvofolium* (*Sic.*) en Brasil. En Argentina hay un solo registro que data de la década de 1960, de larvas colectadas de axilas de una especie indeterminada de *Eryngium* (Casal y García, 1967b). Si bien es una especie cuyos adultos han sido capturados con trampas de luz y cebos, nada se conoce de la biología de sus larvas.

Culex (*Cux.*) *fernandezi* fue descripta en Argentina, y no se conocen registros de esta especie en otros países. Sus estados inmaduros fueron hallados en las axilas de bromeliáceas epífitas y rupestres, en la localidad de Quebrada de Piquirenda, provincia de Salta. Desde su descripción, no se han reportados nuevos hallazgos de los estados inmaduros, que según los autores de la especie, suelen confundirse con algunos Sabethinii por la gran pilosidad que tienen en su cuerpo (Casal *et al*., 1966).

Culex (*Car.*) *soperi* es una especie tropical con distribución en Brasil, extendiéndose hasta el norte de Argentina. Rossi y Lestani (2014) mencionan que larvas de esta especie fueron halladas en el agua acumulada en bambú, en la provincia de Misiones.

Especies ubicuas: Solo 5 especies de *Culex* (*Culex*) (Tabla 1) utilizan como sitio de cría charcos y fitotelmata; sin embargo los registros en éstas últimas son escaso y de pocos individuos.
En Argentina, los estados inmaduros de *Culex eduardoi* y *Culex pipiens* fueron hallados en huecos de árboles (Albicócco *et al*., 2011), y *Culex quinquefasciatus* en las axilas de bromeliácea (Torales *et al.*, 1972; Stein *et al.*, 2013a). *Culex dolosus* fue colectado de axilas de una especie no identificada de *Eryngium* en Brasil (Da Silva Mattos *et al.*, 1978); sin embargo no hay registros de esta especie en fitotelmata de Argentina. Lo mismo ocurre con *Culex mollis*, quien fue hallada en huecos de árboles en Panamá (Yanoviak, 2001), y en internudos de bambú utilizados como recipientes durante una pesquisa en Brasil (Lopes, 1997).

Reseña de los estudios ecológicos realizados en Argentina

Los primeros datos sobre mosquitos de Argentina que se desarrollan en fitotelmata provienen de estudios taxonómicos donde se mencionan aspectos de la bionomía de las especies nuevas, y ampliaciones de la distribución geográfica basados en colectas de mosquitos adultos. Los primeros estudios en donde se incluyen los estados inmaduros y se mencionan las plantas hospedadoras, datan de fines de la década de 1950 y de 1960. Como ejemplo podemos citar los estudios de Martínez *et al.* (1959), Casal y García (1966, 1967a, b) y García y Casal (1967, 1968). Recién en 1972 se dio a conocer el primer estudio con un perfil ecológico sobre la fauna de Culicidae habitantes en las axilas de una bromeliácea (Torales *et al*., 1972). Once años después, fue publicado el segundo estudio que trata sobre la selección de área de postura de *Cx. castroi* (Balseiro, 1983), y dieciséis años más tarde, el tercero, en donde se analizó la comunidad de tres especies de *Culex* cuyas larvas se desarrollan en plantas del género *Eryngium* (Campos y Lounibos, 1999). Fue recién a partir de la primera década del nuevo milenio cuando se les prestó más atención a los mosquitos que habitan en fitotelmata y a las comunidades que se conforman en ellas.

Mosquitos que habitan en axilas de Bromeliaceae:

Se conocen dos estudios sobre la ecología de mosquitos cuyas larvas se desarrollan en la bromeliácea *Aechmea distichantha* Lemaire. El primero de ellos fue desarrollado en tres localidades de Corrientes: El Perichón, Laguna Brava y Puente Pexoa, ubicadas en la provincia homónima (Torales *et al*., 1972). Los autores describieron las características físicas y químicas del agua retenida en las axilas de las plantas, destacando la presencia de los estados inmaduros de cuatro especies de mosquitos, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. imitator*, *Cx. davisi* y *Phoniomyia mehlensi* (*sic*.) (Actualmente *Wyeomyia* (*Pho.*) *muehlensi*), pero mencionan que *Cx. davisi* fue hallada solo en El Perichón. Además, destacan que no hallaron relación entre la abundancia de larvas de mosquitos y la cantidad de agua retenida en las axilas, ni con la localidad. Respecto de los parámetros físico-químicos, hallaron mayor concentración del ion sodio en las muestras de Puente Pexoa, y mayor ion magnesio y dureza en las de El Perichón. En ningún caso detectaron correlación entre los parámetros abióticos y la abundancia de los estados inmaduros de mosquitos. Sin embargo, observaron cierta tendencia de *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi* a desarrollarse en aguas levemente ácidas. Mencionan además, que pareciera no existir relación trófica entre las especies de mosquitos y los componentes de la microfauna.

Stein *et al*. (2013a) reportaron para la provincia de Tucumán a *Cx. quinquefasciatus* y al invasor *Ae. aegypti* utilizando como sitio de cría a las axilas de *A. distichantha*. Este es el primer reporte de *Ae. aegypti* utilizando esta planta como sitio de cría en Argentina. Los hallazgos fueron realizados en áreas semiurbanas y rurales. Las bromeliáceas epífitas examinadas se hallaron entre los 0,5 y 4 m de altura. En las mismas axilas y en asociación con *Ae. aegypti*,

hallaron larvas de *Cx. fernandezi*, *Cx. imitator* y *Toxorhynchites guadeloupensis*, mientras que *Cx. quinquefasciatus* se lo halló asociado a *Tx. guadeloupensis*. Las larvas de *Ae. aegypti* fueron colectadas tanto de agua clara como turbia con o sin materia orgánica. En cambio, *Cx. quinquefasciatus* se encontró en agua clara pero sin materia orgánica visible. Los autores concluyen que ambos vectores de enfermedades humanas han alcanzado cierto grado de introducción y adaptación para vivir en el bosque primitivo. Campos (2011) reportó la presencia de larvas de *Toxorhynchites haemorrhoidalis separatus* en las axilas de *A. distichantha*, mencionando que era el primer registro para la provincia de Corrientes. En esa ocasión, las larvas de *Tx. haemorrhoidalis* estuvieron asociadas a inmaduros de *Cx. imitator* y *Wy. muehlensi*.

Durante un estudio sobre la diversidad de fitotelmata y los mosquitos que las habitan llevado a cabo en el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Campos *et al.* (2011) encontraron seis especies de culícidos en las axilas de *A. distichantha* y dos en *Vriesea friburgensis* Mez. (Tabla 2). *Toxorrhynchites solstitialis* y *Cx. imitator* fueron halladas en ambas bromeliáceas.

Mosquitos que habitan en axilas de Apiaceae:

Eryngium es un género de la familia Apiaceae de amplia distribución en Argentina ocupando casi todas las regiones del país, pero solo algunas especies retienen agua en sus axilas. Los mosquitos que habitan en ellas pertenecen al género *Culex*, subgénero *Phytotelmatomyia*. No se han hallado otras especies de culícidos habitantes de fitotelmata en las axilas de *Eryngium*.

Balseiro (1983) estudió la selección de áreas de postura de *Cx. castroi* en Los Talas, provincia de Buenos Aires. Entre el 15 y el 30% de las plantas muestreadas, contuvieron huevos de *Cx. castroi*. En cada planta positiva observó varias posturas (= balsas de huevos), de lo cual infirió que las hembras seleccionan plantas ya colonizadas por *Cx. castroi* para depositar sus huevos. Luego de analizar la asociación entre la presencia/ausencia de larvas con la presencia de posturas, concluye que si bien las hembras de *Cx. castroi* muestran cierta preferencia por las plantas con larvas, no existe una marcada asociación que permita afirmar selectividad.

Campos y Lounibos (1999) examinaron la fidelidad planta-hospedador, estacionalidad y dinámica de las poblaciones de tres especies de *Culex* que utilizan como sitio de cría dos especies del género *Eryngium* (*E. pandanifolium* Cham. y Schltdl. y *E. cabrerae* Pontiroli). El estudio lo desarrollaron en dos hábitats, un campo de pastizales y selva, en Punta Lara, provincia de Buenos Aires. Observaron que *Cx. hepperi* utilizó sólo las axilas de *E. pandanifolium*, y los picos de abundancia de sus larvas y pupas fueron asíncronas en ambos hábitats. Sin embargo, la proporción de plantas positivas para *Cx. hepperi*, así como las densidades de larvas y el éxito del desarrollo, no difirieron entre la selva y el campo. En cambio, *Culex renatoi* se recogió sólo de las axilas de *E. cabrerae* en el campo. Las abundancias mensuales de *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* fueron independientes de la proporción de sus plantas hospedadoras que contuvieron agua. Respecto de las distribuciones específicas por estadios de *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* fueron muy sesgadas hacia los primeros estadios y no difirieron entre las especies, ni entre los hábitats para *Cx. hepperi*. *Culex castroi* fue colectado regularmente de las axilas de las dos especies de *Eryngium*, pero en menor número que *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi*. *Culex castroi* estuvo asociada a las otras dos especies en las dos fitotelmata, aunque *Cx. renatoi* se la encontró preferentemente en plantas pequeñas de *E. cabrerae*, mientras que *Cx. castroi* no discriminó entre los diferentes tamaños de plantas. En base a ese estudio, los autores concluyeron que la especificidad de las especies de mosquitos por la planta hospedadora, se debe a la preferencia de las hembras grávidas a oviponer en una planta específica, y destacan que *Cx. hepperi* y *Cx. renatoi* son más selectivas que *Cx. castroi*.

Campos (2010) llevó a cabo un estudio en Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, sobre las comunidades de macroinvertebrados que habitan en cuatro especies de *Eryngium*. En ese trabajo incluyó una reseña bibliográfica sobre *Eryngium* como fitotelmata, que contiene todos los estudios realizados hasta 2010. En la región serrana, ubicada al sureste, la diversidad de especies de mosquitos que utiliza las axilas de *Eryngium* como sitio de cría es menor a la reportada por Campos y Lounibos (1999) para el noreste de la provincia. En Sierra de la Ventana están presentes *Cx. castroi* y *Cx. renatoi*. La primera fue hallada en las axilas de *E. horridum* Malne, en cambio, la segunda estuvo presente en las cuatro especies de *Eryngium* (Tabla 2). Sin embargo la abundancia de *Cx. renatoi* fue marcadamente mayor en *E. horridum*, siendo 6,5 veces superior que la de *Cx. castroi*. Al igual que lo reportado por Campos y Lounibos (1999), ambos culícidos cohabitan en las mismas axilas.

Albicócco *et al*. (2011) examinaron tres especies de *Eryngium* (*E. eburneum* Decne, *E. pandanifolium* y *E. serra* Cham. y Schltdl.) en el Delta del Paraná, y observaron que *Cx. castroi* es más frecuente en las axilas de *E. eburneum*, mientras que *Cx. hepperi* en las de *E. eburneum* y *E. serra*. La frecuencia de

encuentro y abundancia de *Cx. renatoi* fue baja por lo cual no la pudieron asociar a ninguna de las especies de *Eryngium*. Sin embargo, pudieron determinar que la abundancia de *Cx. renatoi* en *E. serra* y *E. eburneum* fue menor a la abundancia de *Cx. castroi* y *Cx. hepperi*, pero no en *E. pandanifolium*. *Culex castroi* y *Cx. hepperi* estuvieron presentes en las tres especies de *Eryngium*, pero el análisis de asociación interespecífico reveló asociación positiva en dos de ellas, *E. pandanifolium* y *E. serra*, siendo en esta última menos acentuada. Los autores destacan que las axilas de *E. pandanifolium*, que crece principalmente en la orilla del río, frecuentemente contienen barro, sumado a que están expuestas a las fluctuaciones del nivel de agua del río, lo que las hace menos disponible para ser colonizadas por los mosquitos en comparación con las otras especies de *Eryngium*.

En un estudio sobre el ensamble de dípteros que habitan en las axilas de cuatro especies de *Eryngium* (*E. elegans, E. horridum, E. stenophyllum* Urb., *E. serra*), en el momento de floración y de senescencia de las plantas, en Sierra de la Ventana, Campos (2015a) observó que *Cx. renatoi* estuvo presente en las cuatro especies de *Eryngium*, pero fue abundante solo en *E. horridum*, donde se la observó en asociación con *Cx. castroi*. La abundancia de *Cx. renatoi* fue mayor durante la floración de las plantas (primavera), en contraste con *Cx. castroi*, cuya abundancia fue baja tanto en la época de floración, como en el momento de senescencia de las plantas (otoño). *Culex castroi*, solo fue encontrada en las axilas de *E. horridum*, siendo su abundancia considerablemente menor a la de *Cx. renatoi*.

Mosquitos que habitan en tallos de bambú:

El conocimiento de los mosquitos que utilizan como sitio de cría las fitotelmata que se forman en los tallos de bambú, fueron abordados en estudios integrales de las comunidades de macroinvertebrados que habitan en esos microambientes. El primero trata sobre las comunidades que habitan en internudos de dos especies simpátricas de bambú del género *Guadua* Kunth que cohabitan en la selva subtropical, en la provincia de Misiones (Campos, 2013). En ese estudio se analizó la estructura y composición de las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, la relación con parámetros abióticos, y se estudió la asociación entre las especies poniendo énfasis en los culícidos. Las dos especies de bambú estudiadas fueron *G. trinii* (Nees) Ness ex Ruprecht, y *G. chacoensis* (Rojas) Londoño y Peterson. La pared del tallo de *G. trinii* es más delgada que la de *G. chacoensis*; sin embargo, ambas se hallaron perforadas con orificios de aproximadamente 5 mm, posiblemente realizados por insectos taladradores. Los internudos de *G. chacoensis* presentaron mayor variación en la cantidad de detrito en comparación con los internudos de *G. trinii*. Esa mayor cantidad de detrito fue atribuida a que los internudos de *G. chacoensis* poseen orificios levemente mayores que los de *G. trinii*. Esa diferencia en la cantidad de detrito (utilizado como alimento por las especies detritívoras), podría ser una de las causas de las diferencias entre las abundancias de larvas de mosquitos observadas en ambas comunidades. Culicidae fue el taxón más abundante y diverso en las dos fitotelmata, estando representado en su mayoría por mosquitos de la tribu Sabethini. De las nueve especies de mosquitos citadas para las cañas de bambú de Misiones, siete fueron colectadas durante ese estudio (Tabla 2), excepto *Trichoprosopon pallidiventer* que habían sido halladas en *G. trinii* y *Merostachys clausseni* Munro, y *Wyeomyia sabathea*, que se la había encontrado criando en ambas *Guadua*, durante un estudio previo (Campos *et al*., 2011). El autor observó una fuerte asociación, tanto positiva como negativa, entre las especies de mosquitos. Las asociaciones negativas fueron con el depredador *Toxorhynchites* debido a la asincronía en la ocurrencia con las otras especies. Una fuerte asociación se observó entre *Sabethes aurescens* y *Wyeomyia codiocampa*, sugiriendo una posible competencia por el alimento. En contraposición, no se observó asociación entre *Sa. aurescens* y *Sa. identicus*. Respecto de las larvas pertenecientes al género *Toxorhynchites*, tienden a hallarse una sola larva por contenedor cuando éstas están en el estadio IV, posiblemente debido a su comportamiento caníbal.

Un segundo estudio fue realizado en la provincia de Corrientes (Campos, 2015b).Teniendo en cuenta que una misma especie de bambú puede proporcionar dos tipos morfológicos de microhábitats acuáticos (tocones e internudos), y presumiblemente contener diferente calidad y cantidad de detritus, se especuló que la riqueza de especies y la estructura de la comunidad de macroinvertebrados podrían ser diferentes, siendo posible la segregación de las especies por un determinado tipo de microhábitat. Para corroborar esta hipótesis, el autor comparó la estructura, la riqueza de especies y la estacionalidad de macroinvertebrados acuáticos entre los dos tipos de fitotelmata. Por otro lado, presenta y discute en forma comparativa, las redes tróficas de las comunidades que se desarrollan en los tocones y en los internudos. Ese estudio muestra que la variación en la morfología del recipiente formado por bambúes ofrece diferentes microhábitats, lo que conduce a la segregación de especies por tipo de contenedor, y a su vez condiciona a que en

cada uno de ellos se establezcan comunidades acuáticas con diferencias respecto de la diversidad de especies. En los tocones halló larvas de *Aedes terrens*, una especie cuyos huevos requieren un período de sequía antes de que ocurra la eclosión. Esto sugiere que las hembras seleccionan los tocones como sitio de oviposición debido a que la fluctuación del nivel del agua es mayor que en los internudos como consecuencia del gran tamaño de la abertura. Se destaca la importancia de los tocones como microhábitat de *Ae. terrens*, debido a que podrían facilitar la dispersión de la especie, que habitualmente se encuentra viviendo en huecos de árboles. Por el contrario, *Wy. codiocampa* utilizó casi exclusivamente los internudos, lo que fue atribuido a que las hembras de esa especie tienen el hábito de volar de arriba hacia abajo alrededor de los tallos de bambú buscando un orificio por donde ingresar. Respecto de los depredadores, las larvas de *Toxorynchites* fueron los de mayor tamaño tanto en los internudos como en los tocones. En los tocones e internudos en donde estuvieron presentes larvas de *Toxorhynchites*, la abundancia y diversidad de presas fue baja. Sin embargo, se observó que este depredador estuvo asociado positivamente con las especies de *Wyeomyia* en los internudos, y con *Ae. terrens* en los tocones. En ambos casos hubo una marcada estacionalidad, siendo la asociación con *Wyeomyia* durante todo el año. En los tocones, la asociación entre *Toxorhynchites* y *Ae. terrens* ocurrió sólo en primavera, ya que durante las otras estaciones no estuvieron presentes ninguna de las dos especies. En cuanto a las redes alimentarias establecidas en tocones e internudos, se pueden encontrar diferencias en la composición de especies que desempeñan funciones equivalentes en cada una de las fitotelmata.

Mosquitos que habitan en los huecos de los árboles:

Los huecos de árboles que acumulan agua (dendrotelmata) son uno de los tipos de fitotelmata más frecuentes en bosques tropicales y templados. Kitching (1971) analiza y discute las diferentes clasificaciones que se han adoptado para los huecos de los árboles y emite su propia clasificación basada en la estructura y el proceso de formación. Dividió a los huecos en dos grupos, los que mantienen la corteza revistiendo el interior y los que la pierden. A la primera categoría los denominó *pans* y a la segunda, *rot-holes*. Los *pans* están formados por el crecimiento de las partes del árbol ya sean raíces o ramas, mientras que los *rot-holes* requieren de agentes externos para su formación, como ser rotura de las ramas y posterior putrefacción. Por otro lado, el mismo autor (Kitching, 2000) homologó la terminología propuesta por Röhnert (1950), basada en la especialización de los organismos a las plantas hospedadoras, para las comunidades de organismos que se desarrollan en los huecos de los árboles. A saber, estas comunidades están compuestas por tres categorías: dendrolimnetoxenos, que incluye organismos que son fácilmente dispersados por medios pasivos, siendo su presencia accidental; dendrolimnetofilos, que incluye las especies que se desarrollan en dendrotelmata y otros hábitats acuáticos; y dendrolimnetobiontes que incluye especies que son habitantes obligados y exclusivos de dendrotelmata.

Entre los integrantes de las comunidades de macroinvertebrados de los huecos de los árboles, los mosquitos son el grupo de insectos mejor representado tanto por su riqueza de especies como por su abundancia. Si bien las comunidades de organismos fueron extensamente estudias, las investigaciones en Argentina son escasas y los registros de las especies de mosquitos que los habitan provienen mayoritariamente de estudios taxonómicos.

La fauna de mosquitos reportada en huecos de árboles de Argentina está compuesta por 15 especies (Tabla 1) de las cuales *Ae. aegypti* es la única exótica, aunque presumiblemente, *Ae. albopictus*, hallada en 1998 en la provincia de Misiones, podría también estar presente en estos microhábitats que con frecuencia ha sido hallada en otras regiones de América. Los primeros estudios de Argentina en donde se reportaron inmaduros de mosquitos en huecos de árboles datan de la década de 1990, mientras que los estudios ecológicos recién se iniciaron en el nuevo milenio.

Brewer *et al*. (1991) recolectaron larvas de *Hg. spegazzini* de huecos de árboles en los alrededores de la ciudad de Córdoba (Camino San Carlos km 5,500), y en la localidad de Jesús María, provincia homónima, y adultos en Villa Allende, a 18 km de la capital provincial. Poco tiempo después, Maciá (1995a) capturó dos hembras adultas con trampas tipo CDC en la provincia de Mendoza, siendo ésta la especie de *Haemagogus* con distribución más austral en el país. Sin embargo, no se han reportado los sitios de cría que utiliza esa especie en la provincia.

En Punta Lara, provincia de Buenos Aires, Campos (1994) encontró larvas de *Tx. theobaldi* en troncos ahuecados de *Ligustrum lucidum* Ait. y *Acer negundo* L. También en la provincia de Buenos Aires, Albicócco *et al*. (2011) encontraron larvas de *Tx. theobaldi* y dos especies de *Culex* en huecos de árboles no identificados. De 278 especímenes recolectados por los autores, la mayor abundancia correspondió a *Cx. eduardoi* (33,5 individuos por hueco; rango 2 a 41), seguido por *Cx. pipiens* (27,5; 16 a 39) y *Tx. theobaldi* (1 espécimen).

En el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, Campos *et al*. (2011) hallaron en los huecos de los árboles dos especies de Culicidae, *Hg. leucocelaenus* y *Sa. albiprivus*, mientras que Rossi y Lestani (2014) colectaron larvas de *Or. fascipes*. Estos autores, además hallaron larvas de *Cx. (Anoedioporpa) canaanensis* y *Cx. (Anoedioporpa) originator* en huecos de árboles en el Parque Provincial Saltos del Moconá, ubicado en la misma provincia. La baja riqueza de especies hallada en los huecos de Misiones contrasta con los registros de mosquitos adultos que utilizan este tipo de fitotelmata como sitio de cría, debido a lo poco que han sido explorados estos microhábitats.

En inspecciones quincenales realizadas entre diciembre de 2009 y julio de 2011 en Pampa del Indio, provincia de Chaco, Stein *et al*. (2011, 2012) recolectaron larvas de *Ae. terrens*, *Hg. spegazzini* y *Hg. leucocelaenus*. Las larvas de ambas especies de *Haemagogus*, al igual que las hembras adultas de *Hg. spegazzini* capturadas sobre un operador, estuvieron presentes en primavera, verano y otoño, siendo más abundantes durante el otoño y el verano, coincidiendo con los meses de mayores precipitaciones y de temperaturas más altas, respectivamente. Respecto de los nichos ecológicos, *Hg. spegazzini* presentó valores bajos de superposición con *Hg. leucocelaenus* y *Ae. terrens*, siendo este patrón interpretado por los autores como una posible interacción competitiva entre las especies.

En la localidad de Aguaray, ecorregión de las Yungas, provincia de Salta, Mangudo *et al*. (2011) inspeccionaron 186 árboles entre marzo y abril de 2010. Estos autores observaron que 11 de ellos tenían huecos que almacenaban agua, en la mayoría de los cuales encontraron estados inmaduros de *Ae. aegypti*.

Mangudo *et al*. (2014), realizando estudios en la provincia de Salta durante tres años, inspeccionaron 1.206 árboles hallando agua en el 5 % de ellos. En el 15 % de los huecos con agua hallaron estados inmaduros de *Sa. purpureus* tanto en los árboles ubicados en parches de Yungas como en los de la ciudad de San Ramón de la Nueva Orán. Los árboles de la ciudad en donde se detectó la presencia del mosquito distan de los parches boscosos entre 1,8 y 3,4 km. La abundancia de larvas observada por hueco fue baja (4,6; ± EE 1,7), siendo el número medio de larvas por hueco similar entre el ambiente urbano y el selvático, aunque en una ocasión recolectaron 33 larvas de un hueco en la zona urbana. Si bien el número de inmaduros recolectado fue mayor en huecos con mayor volumen de agua, las cavidades de los huecos ocupados por *Sa. purpureus* fueron relativamente pequeñas, con un volumen medio de 217 mL (DS ±148; rango de 10 a 3.450 mL), siendo el volumen de agua del 43 % de los huecos no mayor a los 30 mL. Estos autores observaron además, que la superficie de agua del 86 % de los huecos con *Sa. purpureus* no estuvo expuesta al sol directo debido a que las aberturas eran laterales y estrechas. Este patrón es consistente con la tendencia de los Sabetini de buscar huecos de árboles pequeños y a menudo con entradas crípticas (Mattingly, 1969). El porcentaje de huecos positivos para *Sa. purpureus* fue significativamente superior en el ambiente urbano (35 %) comparado con la selva (15 %), lo que refleja que la especie puede tolerar ambientes antrópicos. En cuanto a asociaciones con otras especies, los estados inmaduros de *Sa. purpureus* fueron frecuentemente (83 % de las muestras) colectados junto con larvas de *Ae. aegypti* y *Toxorhynchites* spp., y sólo en 17 % de las muestras fue única especie.

Por otro lado, en la misma localidad de San Ramón de la Nueva Orán, hallaron que *Ae. aegypti* fue la especie de mosquito más frecuente y abundante en los huecos de los árboles urbanos (Mangudo *et al*., 2015). De 5.062 mosquitos recolectados en 11 especies de árboles (Tabla 2), el 92 % correspondió a *Ae. aegypti*. El número medio de individuos por hueco fue de 55 ± 13, con un rango de 1 a 733, un número considerablemente alto de larvas comparado con reportes en huecos de árboles de otras regiones. Dicha abundancia estuvo correlacionada positivamente con el volumen de agua, el cual osciló entre 10 y 2.789 ml. *Aedes aegypti* se encontró como única especie en el 35 % de las muestras, y en las restantes junto a *Hg. spegazzini* (20 %), *Sa. purpureus* (10 %), *Tx. guadalupensis* (3 %) y *Ae. terrens* (4 %), siendo los coeficientes de las asociaciones con *Sa. purpureus* y con *Tx. guadeloupensis* negativos.

Mangudo (2015) en San Ramón de la Nueva Orán, recolectaron larvas de *Tx. guadelupensis* de huecos de árboles tanto en parches de Yunga como en la ciudad, incluso en los sectores más alejados de la selva, distante de 3 a 5 km, observándose que la especie se desarrolla en ambientes urbanos y que no se trató de ocurrencias esporádicas de individuos que se dispersaron desde la selva. Frecuentemente, las asociaciones de *Tx. guadelupensis* con otros mosquitos fueron negativas, probablemente debido a su condición de depredador obligado, ya que las otras especies de culícidos son sus presas (Mangudo *et al*., 2016a).

En los huecos de los árboles cohabitan simultáneamente pocas especies de mosquito. Srivastava (2005) sugirió que esto no se debería a la exclusión competitiva, sino a la alta tasa de disturbios por sequía del sistema. Este patrón se evidencia en las

diversas prospecciones realizadas en Argentina hasta la fecha. Si bien en los relevamientos en Salta (Mangudo 2015; Mangudo *et al*., 2014; 2015; 2016a) se identificaron seis especies de mosquito en huecos de árboles, se detectaron mayormente una y hasta tres especies coexistiendo en un mismo hueco, probablemente debido a que su reducido tamaño los haría más susceptibles a la desecación. Esta presunción, en parte es corroborada por las observaciones de Mangudo, quien en repetidas visitas a esos huecos, desde el final del otoño hasta fines de primavera, los halló secos (Mangudo, com. pers). En Chaco (Stein *et al*., 2011, 2012) como en el Bajo Delta del Paraná (Albicócco *et al*., 2011) también se registraron máximos de tres especies cohabitando en el mismo hueco.

El conocimiento actual nos indica que de 23 provincias, en 14 se han registrado mosquito especialistas que se desarrollan en huecos de árboles. Los relevamientos de estos hábitats hasta el presente se han concentrado mayoritariamente en las regiones boscosas del norte del país. Las provincias de Misiones y Salta presentan la mayor riqueza (12 y 9 especies, respectivamente) posiblemente debido a los ambientes selváticos, y a las frecuentes investigaciones que se realizaron en ellas. Sin embargo otras provincias como Jujuy, Tucumán, Chaco y Formosa, podrían presentar igual riqueza de especies debido a que en ellas también hay grandes territorios selváticos. *Haemagogus spegazzini* es el habitante de huecos más ampliamente distribuido en el país. Se lo registró en su estado adulto, en 13 provincias. Le siguen *Hg. leucocelaenus* y *Ae. terrens*, presentes en siete provincias. No obstante, los hallazgos de estados inmaduros en huecos de árboles, sólo se reportaron para cuatro provincias: en Córdoba *Hg. spegazzini*; en Misiones *Hg. leucocelaenus*; en Corrientes *Ae. terrens y en Salta Hg. spegazzini y Ae. terrens*. Respecto de las especies pertenecientes a la tribu de los Sabethini, estarían restringidas a las provincias del norte debido a sus hábitos tropicales y subtropicales. En las regiones templadas y frías, la riqueza de especies es menor, siendo más frecuente encontrar en los huecos, mosquitos generalistas del género *Culex*. Como se mencionó, en ambientes urbanos y suburbanos de Salta (Mangudo, 2015), los huecos de los árboles son ocupados asimismo, por el mosquito invasor *Ae. aegypti*. En la provincia de Buenos Aires, este mosquito también fue recolectado de huecos de árboles (Obs. Campos), lo que hace suponer que en zonas urbanas de otras regiones del país, estos hábitats puedan ser colonizados por *Ae. aegypti*, y posiblemente también por *Ae. albopictus*. A medida que se exploren nuevas regiones, podrá confirmarse esta presunción, y además, ampliar el inventario de especies nativas que utilizan huecos de árboles como sitio de cría.

Mosquitos que habitan en otros tipos de fitotelmata:

Muy poco se conoce sobre la biología de las especies de mosquitos que se desarrollan en fitotelmata diferentes a las mencionadas en los ítems anteriores. Se conoce algunos aspectos de la ecología de *Is. paranensis*, un mosquito cuyas estados inmaduros se desarrollan en las axilas de *Scirpus giganteus* (Kunt), una Cyperaceae que forma matas densas en terrenos inundables. Por otro lado, dos estudios sobre biodiversidad, uno de ellos realizado en la región subtropical (Campos *et al*., 2011) y otro en la región templada de Argentina (Albicócco *et al*., 2011), presentaron inventarios de especies de mosquitos asociados a diferentes tipos de fitotelmata.

Isostomyia paranensis fue estudiado en La Reserva Natural de Punta Lara, provincia de Buenos Aires por Marti *et al*. (2007). Estos autores mencionan como sitio de cría de los estados inmaduros de este mosquito a las axilas de *S. giganteus*. Al comparar la abundancia de larvas con las precipitaciones, observaron que ambas variables se correlacionaron negativamente, destacando que la presencia de agua en las axilas de las plantas no proviene de las lluvias sino de la inundación ocasionada por la fluctuación del nivel del agua del Río de La Plata. Observaron que *Is. paranensis* fue el único mosquito inquilino de *S. giganteus*, aunque ocasionalmente encontraron en sus axilas larvas de *Ae. albifasciatus*, un mosquito que se desarrolla habitualmente en charcos de inundación. Al hacer disecciones de larvas del estadio IV de *Is. paranensis*, hallaron algas como parte del contenido estomacal, y destacan que no encontraron restos de presas. En el laboratorio, estos autores observaron que las larvas de los estadios III y VI atacaron a sus conespecíficos matándolos sin ingerirlos. Esos ataques se produjeron entre larvas de los últimos dos estadios, sin observarse que lo hicieran con los estadios más tempranos. Campos y Zavortink (2010), muestreando en el mismo sitio, hallaron larvas de *Wyeomyia lecostigma* conviviendo con las larvas de *Is. paranensis*. Estos autores observaron que las larvas de los estadios III y IV de *Is. paranensis* tienen hábitos depredadores, siendo éstos facultativos. Durante la captura, la larva de *Is. paranensis* toma a la presa por la mitad del abdomen, e ingiere los tejidos blandos y descarta la cutícula. Posiblemente ésta haya sido la causa por la cual Marti *et al*. (2007) no hallaron restos de presas visibles en el tubo digestivo de las larvas examinadas. Maciá (1995b) destaca que la actividad de los adultos de *Is. paranensis* en la región ocurre entre octubre y abril, con una máxima abundancia en

marzo y abril, siendo más activo durante el atardecer. Marti *et al*. (2007) infieren por sus hallazgos que *Is. paranensis* podría hibernar en estado de larva.

Albicócco *et al.* (2011) estudiaron la composición de las comunidades de mosquitos en fitotelmata de la región templada y húmeda de Argentina. Hallaron nueve especies de mosquitos en nueve tipos de fitotelmata (Tabla 2). Algunas especies como *Is. paranensis* fueron halladas en un solo tipo de fitotelmata, en contraposición a otras que fueron más ubicuas, utilizando dos o más tipos de plantas, como por ejemplo las especies de *Culex (Phytotelmatomyia)* que se detectaron en las axilas de las especies de *Eryngium* y *Sagitaria montevidensis* y *Wy. leucostigma* hallada en *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa y Poitr Speg) y *Typha latifolia* L. Los autores concluyen que en la región templada, la riqueza de mosquitos en fitotelmata es más baja que en áreas tropicales, pero manteniendo el patrón de especificidad con las plantas hospedadoras.

Campos *et al*. (2011) elaboraron una lista para el Parque Nacional Iguazú, provincia de Misiones, en donde citan 14 tipos de fitotelmata que son habitadas por 26 especies de mosquitos (Tabla 2). Destacan que en la región subtropical de Argentina, la mayor diversidad de mosquitos pertenece a la tribu Sabethini en contraposición a la región templada en donde predominan los Culicini. En ese estudio se menciona que el invasor *Ae. aegypti* fue hallado en las axilas de *Philodendron bipinnatifidum* Schott ex Endlicher. Ese hallazgo tiene relevancia epidemiológica, debido a que esa especie es utilizada como planta ornamental.

Gastrotelmata

Gastrotelmata es el término que se acuñó a los microambientes acuáticos que se forman por la acumulación de agua en las conchas de los moluscos muertos (Fig. 7). Este tipo de microambiente es uno de los menos estudiados, y solo se conocen unos pocos componentes de sus comunidades, representados por tres géneros de rotíferos, y dípteros de la familia Culicidae y Psychodidae (Williams, 2006; Mangudo *et al*., 2016b).

El único reporte de mosquitos criando en gastrotelmata en Argentina, corresponde a un estudio realizado en las Yungas, provincia de Salta. En esa ocasión, se hallaron estados inmaduros de *Li. durhamii* en conchas de caracoles nativos pertenecientes al género *Megalobulimus* Miller, en tres sitios de la selva, siendo ésta la única especie de mosquito. Como fauna acompañante, se hallaron larvas de *Psychodidae* (Mangudo *et al*., 2016b).

En 2011 se reportó el ingreso del caracol gigante africano *Achatina fulica* (Bowdich) en el noreste de Argentina, y dado su potencial reproductivo y la falta de depredadores, se fue dispersando por la selva Paranaense en las provincias de Misiones y Corrientes (Gutiérrez *et al*., 2011), aunque su presencia se presume desde 2007 (Gutierréz *et al*., 2012). Si bien no se han reportado mosquitos utilizando sus conchas como sitio de cría, podría esperarse que algunas especies nativas de esa región pudieran colonizarlos, entre ellos *Li. durhamii*, aunque el mayor riesgo ocurriría si lo colonizara el vector *Ae. aegypti*, quien fue reportado en Tanzania utilizando este tipo de microambientes (Trpis, 1972; 1973). Los estudios de Trpis (1973) muestran que *A. fulica* invade tanto biotopos urbanos, suburbanos, como áreas rurales. La densidad de caparazones estimada en la península de Msasani, Tanzania fue de 228 por hectárea y en el 84 % de las conchas se hallaron larvas de *Ae. aegypti*, estimándose una densidad de 1.100 larvas por hectárea. Por otro lado, al final de la estación seca, un 4 % de las conchas contenían huevos viables de *Ae. aegypti*. Este microambiente podría ser un potencial sitio de cría y medio de dispersión de este vector en Argentina, dado que *A. fulica* fue hallado en zonas urbanas de la localidad de Puerto Iguazú, provincia de Misiones (Gutierréz *et al*., 2012), en donde la población de *Ae. aegypti* está bien representada, al igual que la de *Ae. albopictus*. Este último mosquito fue hallado criando en conchas de caracoles en Cameroon, África central (Simard *et al*., 2005), siendo factible que pudiera colonizar tanto el caracol introducido *A. fulica* como especies nativas del género *Megalobulimus*.

Huecos en las rocas

Los huecos en las rocas (Fig. 8) (en inglés *rock holes*) son microambientes que difieren de los charcos en suelos rocosos (*rock pools*), debido a que son cavidades relativamente pequeñas, que se forman por erosión o por burbujas de gases retenidos durante el proceso de enfriamiento de las rocas volcánicas. Los huecos pueden hallarse tanto en el suelo como en paredes rocosas. Estos microambien-

tes han sido poco estudiados respecto a los mosquitos que los habitan, y las especies que los aprovechan como sitio de cría son en su mayoría ubicuas, utilizando una gran variedad de microambientes para desarrollase. Las especies que se hallaron desarrollándose en huecos de roca son *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* y *Aedes simpsoni* (Theobald), todas ellas pertenecientes al subgénero *Stegomyia* (Wiseman *et al*., 1939 en Trpis *et al*., 1971) y varias especies del subgénero *Aedes* (*Finlaya*) (Horsfall, 1955) reportadas para África, Asia y Australia. Laird (1988), menciona que los huecos pequeños en rocas podrían ser un estado de transición que permite a las especies que habitan en fitotelmata, pasar a colonizar recipientes artificiales creados por el hombre. Evidencia de ello es que muchas de las especies que se hallaron en los huecos de las rocas, también son habitantes frecuentes de contenedores artificiales.

En Argentina, si bien *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* están presentes, no hay reportes de estas especies criando en huecos de roca. Tampoco se han realizado estudios sobre la ecología de mosquitos nativos que se desarrollan en ese tipo de microambiente. Sin embargo, se han registrado cuatro especies que los utilizan: *Aedes milleri* y *Aedes crinifer* fueron halladas en la localidad de Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires (Campos, 2011), y *Aedes rhyacophilus* (García y Casal, 1968; Rossi y Lestani, 2014) y *Aedes fluviatilis* (García y Casal, 1968), en formaciones basálticas, en la provincia de Misiones. Campos (2011) menciona la presencia de una especie indeterminada de *Culex* (*Culex*) en los mismos huecos en donde halló las dos especies de *Aedes* citadas anteriormente. Todas las especies halladas en huecos de roca en Argentina, excepto *Ae. rhyacophilus* y *Ae. crinifer*, utilizan habitualmente fitotelmata como sitios de cría. *Aedes rhyacophilus* es la única que fue exclusivamente hallada en huecos de roca, mientras que *Ae. crinifer* es un mosquito típico de charcos de inundación. Si bien se conoce que las larvas de algunas especies del género *Haemagogus* se desarrollan en huecos de roca (Lane, 1953), ninguna de las cuatro especies presentes en Argentina (*Hg. leucoceleanus*, *Hg. janthinomys*, *Hg. spegazzini*, *Hg. capricornis*), han sido reportadas para ese tipo de microambiente.

Estudios sobre mosquitos adultos que se crían en microambientes acuáticos naturales

El conocimiento de la ecología de los imagos de las especies de mosquitos cuyos estados inmaduros se desarrollan en microambientes acuáticos naturales, proviene mayormente de estudios generales sobre comunidades de mosquitos. Una de las primeras publicaciones conteniendo información bionómica es la de la Misión de Estudios de Patología Regional Argentina (M.E.P.R.A.), un instituto fundado en 1926 por el Dr. Salvador Mazza cuyo fin era diagnosticar y estudiar las enfermedades desconocidas del norte argentino (Manso *et al*., 1953; Pérgola, 2011). Manso *et al*. (1953), en recorridos por el norte de Argentina y sur de Bolivia, mencionan como llamativa la presencia de *Hg. spegazzini* (Syn. *Hg. uriartei*) en viviendas, en especial en la localidad Profesor Salvador Mazza de Salta. También destacan el hallazgo de machos y hembras sobre flores de *Croton sarcopetalus* Mull. Arg. (Euphorbiaceae). La mayoría de los mosquitos fueron capturados sobre cebo humano, durante el día, siendo más activos entre las 12 y 15 hs. Respecto a *Hg. leucocelaenus* (citada como *Aedes* (*Gualteria*) *leucocaelenus*), destacan que fueron capturados conjuntamente con *Hg. spegazzini* a una altitud de dos mil metros.

Hack *et al*. (1978) mencionan algunas observaciones sobre la etología de los mosquitos en la provincia de Corrientes, durante sesiones de captura sobre humanos y utilizando una trampa Shannon con luz durante la noche. Destacan que *Wy. muehlensi* (Syn. *Phoniomyia muhlensi*) fue una especie marcadamente antropófila y diurna, presente durante todo el año excepto en julio, siendo más abundante entre septiembre y diciembre. Su mayor actividad de vuelo coincidió con las temperaturas más altas del día y soportando vientos con velocidades que fueron de 0 km/h a 35 km/h, mostrando correlación positiva con el aumento de la velocidad del viento hasta 20 km/h. Por otro lado, observaron que la actividad de *Wy. muehlensi* fue entre los 40 y 95 % de humedad relativa ambiente. Otra especie estudiada fue *Hg. spegazzinii* (Syn. *Hg. uriartei*), que también fue capturada durante las horas de luz natural, pero sin mostrar comportamiento antropofílico. Todas las capturas fueron realizadas con la trampa Shannon y debido al escaso número de individuos no pudieron establecer su patrón estacional, ni correlaciones con los parámetros ambientales.

Ronderos *et al*. (1992), utilizando trampas CDC provistas de CO_2, en la provincia de Buenos Aires capturaron las siguientes especies: *Cx. imitator*, *Hg. leucocelaenus*, *Is. paranensis* (Syn. *Runchomyia paranensis*), *Sa. intermedius* y *Wy. leucostigma*. Basándose en la presencia/ausencia de las especies en los diferentes meses de captura establecieron los patrones estacionales. *Culex imitator* estuvo presente desde octubre hasta mayo; *Hg. leucocelaenus* estuvo

restringida a los meses de abril y mayo; *Is. paranensis* de diciembre a junio; *Sa. intermedius* en marzo, mayo y junio y *Wy. leucostigma* en abril. Destacan además, que en el conjunto de la comunidad de mosquitos, *Hg. leucocelaenus*, *Sa. intermedius* y *Wy. leucostigma* fueron las especies menos abundantes.

Maciá (1995b) estudió el patrón de actividad horaria de *Is. paranensis* en Punta Lara, provincia de Buenos Aires, utilizando trampas CDC provistas de dióxido de carbono como atrayente, notando que el 85 % de las capturas se realizaron durante el día, con una actividad nocturna del 15 %. La curva de periodicidad la caracterizó como bimodal, observando un momento de máxima captura durante la caída del sol y un segundo pico menos pronunciado al amanecer. Advirtió además, que las hembras en busca de comida sanguínea presentaron una actividad que se producía en forma de "olas", con períodos de apariciones repentinas de muchas hembras, alternados con otros de escasa cantidad de individuos. El mismo autor (Maciá, 1997) estudiando la estructura de edades de mosquitos adultos en la misma localidad, observó que las hembras de *Is. paranensis* capturadas durante dos años de muestreo fueron paras y presentaron sus ovarios en el estado II según la clasificación de Christophers. En base a esto, sugiere que las hembras completan su primera oviposición de forma autógena (sin ingesta de sangre), y destaca que si las hembras fueran autógenas, podrían ser atraídas por un hospedador solamente después de completar el primer ciclo gonotrófico. Esto explicaría, según el autor, que las trampas CDC hayan atraído solamente hembras paras.

Oscherov *et al*. (2007) en relevamientos de Culicidae de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, capturaron a *Li. durhamii*, siendo esta la especie más frecuente en las capturas sobre cebo humano, reflejando un comportamiento antropofílico, ya que las capturas con trampas de luz tipo CDC, fueron ocasionales. Esta especie fue detectada solamente en ambiente boscoso, donde habría mayor disponibilidad de sitios de cría del mosquito, en contraposición a los pastizales donde no fue capturada.

En la ciudad de Resistencia, provincia de Chaco, y ambientes suburbanos y naturales cercanos a esa ciudad, Stein *et al*. (2013b) evaluaron el efecto de diferentes cebos animales como atractivos para las especies de mosquitos. De las especies que crían en microambientes acuáticos naturales, capturaron tres especies de *Wyeomyia* y una de *Haemagogus*. *Wyeomyia diabolica* y *Wy. mulhensi* fueron marcadamente zoofílicas, siendo recolectadas tanto con conejo como con gallina, utilizados como cebos, mientras que *Wy. melanocephala* y *Hg. spegazzini* fueron recolectadas sobre humanos. En cuanto a la actividad diaria de búsqueda de hospedador, todas las especies fueron diurnas, y las capturas de *Wyeomyia* fueron entre las 9 y las 17 hs, y hasta la 15 hs las de *Hg. spegazzini*. En un estudio previo Stein *et al*. (2011) realizando capturas sobre humano, ya habían observado que las hembras de *Hg. spegazzini* tiene una actividad de picada durante las horas diurnas.

Consideraciones finales

De las 85 especies de mosquitos de Argentina cuyos estados inmaduros se desarrollan en fitotelmata (Tabla 2), se conoce la planta hospedadora de 43 (50,6 %) (Tabla 1). Esos registros provienen de las provincias de Misiones, Formosa, Chaco, Corrientes (región Nordeste), Tucumán, Salta (región Noroeste), Santa Fe y Buenos Aires (región Pampeana). Las otras 15 (65 %) provincias de Argentina no han sido exploradas, ni la diversidad de fitotelmata ni sus mosquitos huéspedes. Sin embargo, se conoce de algunas de esas provincias, a través de registros de mosquitos adultos capturados con trampas durante estudios de biodiversidad y pesquisas sanitarias, la existencia de mosquitos que utilizan microambientes como sitio de cría.

Según los registros de distribución geográfica de las especies de mosquitos de Argentina (Rossi, 2015), se puede inferir que la mayoría las especies de Sabethini se hallan distribuidas en la región subtropical de Argentina (norte), desplazándose dos especies, *Is. paranensis* y *Wy. leucostigma* hasta la región templada (este). Una tercera especie (omitida por Rossi, 2015) es *Sa. intermedius*, citada por Ronderos *et al*. (1992) para la selva Paranaense en la provincia de Buenos Aires. Similar distribución presentan las especies de *Toxorhynchites*, estando presente en la región templada *Tx. theobaldi*. Dentro de la región subtropical, se destacan dos grandes selvas: en el noreste, la selva Paranaense, y en el noroeste la de las Yungas. La mayor cantidad de registros de mosquitos que crían en fitotelmata provienen de la selva Paranaense, siendo las Yungas hasta el momento, escasamente explorada. Sin embargo, debido a la gran diversidad vegetal y al estado virgen de la selva de las Yungas, el número de especies de mosquitos habitantes de fitotelmata podría ser mucho mayor que el conocido hasta la actualidad.

Un dato a destacar es la presencia de *Cx. imitator* en la provincia de Buenos Aires, citado por Ronderos *et al*. (1992), éste sería el único registro de una especies del subgénero *Microculex* para la región pampeana, estando presente desde octubre a mayo. Esta especie fue omitida para la provincia de Buenos Aires, en la reciente lista de Rossi (2015).

En términos especulativos, y debido a la amplia distribución de las especies de *Eryngium* en todas las regiones del país (Martinez, 2005), cabría esperarse que de las especies que utilizan fitotelmata como sitio de cría, las del subgénero *Culex (Phytotelmatomyia)* sean las de mayor distribución geográfica en Argentina.

Tabla 1. Lista de especies de mosquitos de Argentina que utilizan fitotelmata como sitio de cría. Categorías: (E) Especialista: Especie de mosquito que utilizan fitotelmata como único hábitat de cría; (F) Foránea: Especie de mosquito que ocasionalmente quedan atrapadas en fitotelmata; (G) Generalista: Especie de mosquito que utiliza indistintamente fitotelmata u otro tipo de ambiente acuático como sitio de cría.

Especie	Categoría
Anophelinae	
An. (Ker.) bambusicolus	E
An. (Ker.) cruzzi	E
An. (Ker.) laneanus	E
Culicinae	
Aedini	
Ae.(Ger.) fluviatilis	E
Ae. (Och.) albifasciatus	F
Ae. terrens[a]	E
Hg. (Con.) leococelaenus	E
Hg. (Hag.) spegazzini	E
Hg. (Hag.) capricornii	E
Hg. (Hag.) janthinomys	E
Culicini	
Cx. (And.) canaanensis	E
Cx. (And.) chaguanco	E
Cx. (And.) originator	E
Cx. (Car.) soperi	E
Cx. (Cux.) acharistus	G
Cx. (Cux.) dolosus	G
Cx. (Cux.) eduardoi	G
Cx. (Cux.) fernandezi	E
Cx. (Cux.) mollis	G
Cx. (Cux.) pipiens	G
Cx. (Cux.) quinquefasciatus	G
Cx. (Cux.) spinosus	E
Cx. (Mcx.) davisi	E
Cx. (Mcx.) imitator	E
Cx. (Mcx.) neglectus	E
Cx. (Mcx.) pleuristriatus	E
Cx. (Phy.) castroi	E
Cx. (Phy.) hepperi	E
Cx. (Phy.) renatoi	E
Orthopodomyiini	
Or. peytoni	E
Or. fascipes	E
Or. sampaioi	E
Sabethini	
Is. espini	E
Is. paranensis	E
Li. durhamii	E
On. brucei	E
On. personatum	E
Ru. (Run.) frontosa	E
Ru. (Run.) reversa	E
Sa. (Dav.) petrocchiae	E
Sa. (Pey.) identicus	E
Sa. (Pey.) soperi	E
Sa. (Pey.) undosus	E
Sa. (Pey.) aurescens	E
Sa. (Sab.) albiprivus	E
Sa. (Sab.) belisarioi	E
Sa. (Sab.) cyaneus	E
Sa. (Sab.) purpureus	E
Sa. (Sbn.) intermedius	E
Sa. (Sbn.) melanonymphe	E
Sa. (Sbo.) chloropterus	E
Sh. fluviatilis	E
Tr. castroi	E
Tr. compressum	E
Tr. obscurum	E
Tr. pallidiventer	E
Tr. simile	E
Wy. (Den.) luteoventralis	E
Wy. (Men.) leucostigma	E
Wy. (Mia.) codiocampa	E
Wy. (Mia.) limai	E
Wy. (Mia.) lutzi	E
Wy. (Mia.) oblita	E
Wy. (Mia.) sabethea	E
Wy. (Mia.) serrata	E
Wy. (Nuz.) lateralis	E
Wy. (Pho.) diabolica	E
Wy. (Pho.) flabellata	E
Wy. (Pho.) fuscipes	E
Wy. (Pho.) muehlensi	E
Wy. (Pho.) pilicauda	E
Wy. (Pho.) quasilongirostri	E
Wy. (Pho.) tripartita	E
Wy. serratoria	E
Wy. (Spi.) mystes	E
Wy. (Tra.) aporonoma	E
Wy. (Wyo.) arthrostigma	E
Wy. (Wyo.) medioalbipes	E
Wy. (Wyo.) melanocephala	E
Toxorhynchitini	
Tx. (Ank.) purpureus	E
Tx. (Lyn.) bambusicola	E
Tx. (Lyn.) cavalierii	E
Tx. (Lyn.) guadeloupensis	E
Tx. (Lyn.) haemorrhoidalis separatus	E
Tx. (Lyn.) solstitialis	E
Tx. (Lyn.) theobaldi	E

a: subgénero incierto

Tabla 2. Provincias, plantas hospedadoras y referencias bibliográficas, referida a Culicidae de Argentina cuyos estados inmaduros fueron hallaron en fitotelmata.
Provincia: BA: Buenos Aires; C: Corrientes; Ch: Chaco; SF: Santa Fe; M: Misiones; S: Salta; T: Tucumán.
Planta hospedadora: A: *Alocasia* sp.; Ad: *Aechmea distichantha* Lemaire; B: Bromeliaceae no identificada; Ba: Bambú no identificado; Bau: *Bauhinia* sp. (Fabaceae); Bp: *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. (Moraceae); Cs: *Citrus sinensis* Osbeck (Rutaceae); Dr: *Delonix regia* (Bojer) Raf. (Fabaceae); E: *Eryngium* sp.; Ec: *Eryngium cabrerae* Pontiroli; Ee: *Eryngium elegans* Cham. y Schltdl.; Eeb: *Eryngium eburneum* Decne; Eed: *Euterpes edulis* Martius; Eh: *Eryngium horridum* Malne; En: *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Fabaceae); Ep: *Eryngium pandanifolium* Cham. y Schltdl.; Es: *Eryngium serra* Cham. y Schltdl.; Est: *Eryngium stenophyllum* Urb.; Eq: *Equisetum* sp.; F: *Ficus* sp. (Moraceae); G: *Guadua* sp.; Gc: *Guadua chacoensis* (Rojas) Londoño y Peterson; Gt: *Guadua trinii* (Nees) Ness ex Ruprecht; I: *Inga* sp.; J: *Jacaranda* sp. (Bignoiniaceae); Li: *Lagerstroemia indica* (L.) Pers. (Lythraceae); M: *Morus* sp.(Moraceae); Mc: *Merostachys clausseni* Munro; Mi: *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae); My: Mirtaceae; Mp: *Myrcianthes pungens* (Berg.) Legr.; NI: No identificado; Pb: *Philodendron bipinnatifidum* Schott ex Endlicher; Sg: *Scipus giganteus* (Kunt) (= *Androtricum giganteus*); Sm: *Sagittaria montevidensis* Cham. y Schltdl.; Tl: *Typha latifolia* L.; Tn: *Thevetia nereifolia* Juss. (Apocynaceae); Zb: *Zizaniopsis bonariensis* (Balansa y Poitr Speg); Vf: *Vriesea friburgensis* Mez.

Culicidae	Provincia	Planta hospedadora	Bibliografía
Alismataceae[a]			
Cx. castroi	BA	Sm	1
Cx. hepperi	BA	Sm	1
Apiaceae			
Ae. albifasciatus[b]	BA	Ec	13
Cx. castroi	BA-M	Eeb-Ec-Eh-Ep-Es-E	1-2-8-12-15-13-18-19
Cx. hepperi	BA	Eeb-Ep-Es-E	1-13
Cx. renatoi	BA	Eeb-Ec-Ee-Eh-Ep-Es-Est-E	1-8-12-13-18-63-64
Cx. spinosus	BA	E	19
Cx. sp.	BA-M	Ee-Ep-E	1-15
Araceae			
Ae. aegypti	M	Pb	15
Cx. hepperi	BA	A	1
On. brucei[c]	M	Pb	15
Wy. sp.	M	Pb	15
Arecaceae			
Cx. chaguanco	M	Eed	15
Li. durhamii	M	Eed	15
Tr. compressum	M	Eed	15
Wy. muehlensis	M	Eed	15
Bromeliaceae			
Ae. aegypti	T	Ad	84
An. cruzi cruzi	M	B	28
Cx. davisi	C	Ad	87
Cx. fernandezi	T	Ad	84
Cx. imitator	C-M-T-(SF-C-Ch)d	Ad-Vf	15-81[d]-84-87
Cx. pleuristriatus	M	B	75
Cx. quinquefasciatus	C-T	Ad	84-87
Tr. pallidiventer	M	Ad	15
Tx. bambusicola	M	Ad	15
Tx. cavalierii	M	B	26
Tx. haemorrhoidalis	C-(SF-C-Ch)d	Ad	9-81[d]
Tx. guadalupensis	T	Ad	84
Tx solstitialis	M	Ad-Vf	15
Tx. sp.	M	Ad	15
Wy. diabolica	M	B	27
Wy. limai	M	Ad	15
Wy. medioalbipes	M	B	75
Wy. muehlensi	C-(SF-C-Ch)d	Ad	81[d]-87
Wy. quasilongirostri	M	Ad	15
Cyperaceae			
Ae. albifasciatus[b]	BA	Sg	59
Is. paranensis	BA	Sg	1-16-59
Wy. leucostigma	BA	Sg	Obs. REC[e]
Equisetaceae			
Wy. arthrostigma	S	Eq	27

Huecos de árboles	Provincia	Planta hospedadora	Bibliografía
Ae. aegypti	S	Bau-Bp-Cs-Dr-En-F-J-M-Mi-Li-Tn	
Ae. terrens	C-S	NI	53-55
Cx. canaanensis	M	NI	55-Obs. REC[e]
Cx. chaguanco	S	NI	75
Cx. originator	M	NI	21
Cx. eduardoi	BA	NI	75
Cx. pipiens	BA	NI	1
Hg. leucocelaenus	M	NI	1
Hg. spegazzini	S	NI	15
Or. falscipes	M	NI	55
Sa. albiprivus	M	NI	75
Sa. petrocchiae	S	Bau-NI	15
Sa. purpureus	S	Bau-Bp-F-I- J-Li-M-Mp-My	56
Tx. guadalupensis	S	NI	54-55
Tx. theobaldi	BA	NI	55
			1-7
Poaceae (Bambusoidea)			
Ae. terrens	C	G	11
An. bambusicolus	M	Ba	28
Cx. neglectus	M	Gc	75
Cx. soperi	M	Ba	75
Ru. reversa	M	Gc-Gt	15
Sa. aurescens	C-M	G-Gc-Mc	11-15
Sa. identicus	M	Gc	15
Sa. undosus	C	G	11
Tr. pallidiventer	M	Gt-Mc	15
Tx. bambusicola	M	Ba-Gc	15-27
Tx. guadeloupensis	C-M	G-Gc	11-15-75
Tx. theobaldi	M	Mc	15
Tx. sp.	C	G	11
Wy. codiocampa	C-M	Ba-G-Gc-Gt	11-15-27
Wy. limai	M	Mc	15
Wy. sabethea	M	Gc-Gt-Mc	15
Wy. serrata	M	Gc	15
Wy. spp.	C-M	G-Gc-Gt-Mc	11-15
Poaceae (Ehrhartoideae)			
Wy. leucostigma	BA	Zb	1
Typhaceae			
Wy. leucostigma	BA	Tl	1
Hojas caídas no identificadas			
Cx. acharistus	M	-	75

a: En negrita, familia de plantas; b: Especie cuyos estados inmaduros se desarrollan en charcos de inundación y ocasionalmente quedan retenidos en las axilas de las fitotelmata terrestres; c: Citada por los autores como *Wyeomyia (Dendromyia) belkini* Casal y García; d: Los autores mencionan las especies de Culicidae sin discriminan por provincia; e: Observación R. E. Campos.



Figura 1. A: Hueco de árbol formado por la ruptura de una rama y posterior putrefacción, B: Hueco de árbol formado por la bifurcación de las ramas (visto desde arriba).

Figura 2. A: Tocón formado por la ruptura del tallo del bambú, B: Internudo de bambú perforado.



Figura 3. Bromeliaceae epífita.

Figura 4. A: Nepenthaceae, B: Sarraceniaceae.



Figura 5. Vaina floral de *Euterpes edulis* Martius (Arecaceae).



Figura 6. Oquedades en hongos.



Figura 7. Gastrotelmata (*Megalobulimus* sp.). Foto cedida por Carolina Mangudo.

Figura 8. Hueco en roca.

1. Albicócco AP, Carbajo AE, Vezzani D. 2011. Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. J Vect Ecol. 36: 437-446.
2. Balseiro EG. 1983. Observaciones sobre la selectividad de áreas de postura en una población local de *Culex castroi* Casal y García (Diptera, Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 42: 125-130.
3. Beaver RA. 1983. The communities living in Nepenthes pitcher plants: fauna and food webs. Pp. 29-54. En: Frank JH. Lounibos LP, eds. Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insects communities. Plexus Inc. pp. 129-159.
4. Blaustein L, Schwartz SS. 2001. Why study ecology in temporary pools? Isr J Zool. 47: 303-312.
5. Bradshaw WE, Holzapfel CM. 1977. Interaction between photoperiod, temperature, and chilling in dormant larvae of the tree-hole mosquito, *Toxorhynchites rutilus* Coq. Biol Bull. 152: 147-158.
6. Brewer M, Almirón W, Bianchini N, Buffa L. 1991. Fauna de Culicidae (Diptera) de Córdoba, República Argentina. Bol Acad Nac Ciencias Córdoba. 59: 241-249.
7. Campos RE. 1994. Presencia de *Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 53: 120.
8. Campos RE. 2010. *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macro-invertebrate communities, including a review and bibliography. Hydrobiologia. 652: 311-328.
9. Campos RE. 2011. Expanding the distribution of two species of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in Argentina and notes on their bionomics. Rev Soc Entomol Argent. 70: 379-381.
10. Campos RE. 2013. The aquatic communities inhabiting internodes of two sympatric bamboos in Argentinean subtropical forest. J Insect Sci. 13: 1-17.
11. Campos RE. 2015a. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. J Nat Hist. DOI:10.1080/ 00222933. 2015.1091096.
12. Campos RE. 2015b. Aquatic Diptera assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. J Nat Hist. DOI:10.1080/00222933.2015.1091097.
13. Campos RE, Lounibos LP. 1999. *Eryngium* spp. (Umbelliferae) as phytotelmata and their *Culex (Culex)* inhabitants in temperate Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 15: 493-499.
14. Campos RE, Lounibos LP. 2000. Natural prey and digestion times of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in southern Florida. Ann Entomol Soc Am. 93: 1280-1287.
15. Campos RE, Spinelli G, Mogi M. 2011. Culicidae and Ceratopogonidae (Diptera: Nematocera) inhabiting phytotelmata in Iguazú National Park, Misiones province, subtropical Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 70: 111-118.
16. Campos RE, Zavortink TJ. 2010. Description of the larva and pupa and redescription of the adults of *Isostomyia paranensis* (Bréthes) (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 2689: 27-36.
17. Casal OH, García M. 1966. Una nueva especie de *Wyeomyia* (*Dendromyia*) de la República Argentina (Diptera, Culicidae). Physis. 26: 155-162.
18. Casal OH, García M. 1967a. *Culex* (*Culex*) *castroi*, nueva especie de la República Argentina (Diptera, Culicidae). Physis. 26: 451-457.
19. Casal OH, García M. 1967b. *Culex* (*Culex*) *hepperi*, nueva especie del Delta Bonaerense del rio Paraná (Diptera, Culicidae). Physis. 27: 87-94.
20. Casal OH, García M, Cavalieri F. 1966. *Culex* (*Culex*) *fernandezi*, una nueva especie bromelícola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). Physis. 26: 185-192.
21. Casal OH, García M, Fernández HI. 1968. El subgenera *Culex* (*Aedinus*) Bourroul, 1904, Nuevo para la entomofauna Argentina, con la descripción de una nueva especie (Diptera, Culicidae). Physis. 28: 217-218.
22. Da Silva Mattos S, Da Silveira Guedes A, Xavier SH. 1978. Uma espécie nova de *Culex* (*Culex*) que se cría em Umbelífera (Diptera, Culicidae). Rev Brasil Biol. 38: 31-35.
23. Frank JH, Lounibos LP. 1983. Phytotelmata: terrestrial plants as host of aquatic insects communities. New Jersey: Plexus Inc.
24. Frank JH, Lounibos LP. 2009. Insects and aliens associated with bromeliads: a review. Terr Arthropod Rev. 1: 125-153.
25. Fish D. 1983. Phytotelmata: flora and fauna. En: Frank JH. Lounibos LP, eds. Phytotelmata: terrestrial plants as hosts of aquatic insects communities. New Jersey: Plexus Inc. pp. 1-27.
26. García M, Casal OH. 1967. *Toxorhynchites (Lynchiella) cavalierii*, nueva especie bromelícola de la República Argentina (Diptera, Culicidae). Physis. 26: 435-441.
27. García M, Casal OH. 1968. Siete especies de Culicidae (Diptera) nuevas para la entomofauna Argentina. Physis. 28: 107-107.
28. García M, Ronderos RR. 1962. Mosquitos de la República Argentina I. Tribu Anophelini (Dipt. Culicidae – Cilicinae). An Com Invest Cient Prov Bs As. 3: 103-212.
29. Greeney HF. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. J Trop Ecol. 17: 241-260.
30. Gutiérrez Gregoric DE, Nuñez V, Vogler R, Rumi A. 2011. Invasion of the Argentinean Paranense Rainforest by the Giant African Snail *Achatina fulica*. Am Malacol Bull. 29: 135-137.
31. Gutiérrez Gregoric DE, Núñez V, Vogler RE. 2012. Un gigante africano invade la Argentina. Ciencia Hoy. 22: 39-43.
32. Hack WH, Torales GJ, Bar ME, Oscherov B. 1978. Observaciones etológicas sobre culícidos de Corrientes. Rev Soc Entomol Arg. 37: 137-151.
33. Harbach RE, Peyton EL. 2000. Systematics of *Onirion*, a new genus of Sabethini (Diptera: Culicidae) from the Neotropical Region. Bull Nat Hist Mus Lond (Ent.) 69: 115-169.
34. Hawley WA. 1988. The biology of *Aedes albopictus*. J Am Mosq Contr Assoc (supl.) 4: 1-40.
35. Horsfall WR. 1955. Mosquitoes. Their bionomics and relation to disease. Hafner, New York. (Repr. as facsimile, 1972).
36. Kitching RL. 1971. An Ecological Study of Water-Filled Tree-Holes and their Position in the Woodland Ecosystem. J An Ecol. 40: 281-302.
37. Kitching RL. 2000. The container fauna: The animals of phytotelmata. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. En: Kitching RL, ed. UK: Cambridge University. pp 43-56.
38. Kitching RL. 2001. Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "top-down" explanations for community structure. Ann Rev Entomol. 46: 729-760.
39. Kitching RL. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge: Cambridge University Press.
40. Laird M. 1988. The natural history of larval mosquito habitats. London: Academic Press.
41. Lane J. 1953. Neotropical Culicidae, Vol. 2. Tribe Culicini, *Deinocerites, Uranotaenia, Mansonia, Orthopodomyia, Aedeomyia, Aedes, Psorophora, Haemagogus,* tribe *Sabethini, Trichoprosopon, Wyeomyia, phoniomyia, Limatus* and *Sabeth*es. Brazil: University of Sao Paulo.
42. Leguizamón MN, Carpintero DJ. 2004. Description of a new species of *Orthopodomyia* (Diptera: Culicidae) from the Neotropical region. Stud Dipt. 11: 203-205.
43. Lopes J. 1997. Ecologia de mosquitos (Diptera: Culicidae) em criadouros naturais e artificiais de área rural do Norte do Estado do Paraná, Brasil. V. Coleta de larvas em recipientes artificiais instalados em mata ciliar. Revta Saúde Públ. 31: 370-377.
44. Lounibos LP, Frank JH., Machado-Allison CE, Ocanto P, Navarro JC. 1987 Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. J Trop Ecol. 3: 221-242.
45. Lounibos LP, O´Meara GF, Escher RL, Nishimura N, Cutwa M, Nelson T, Campos RE, Juliano SA. 2001. Testing predictions of displacement of native *Aedes* by the invasive Asian Tiger Mosquito *Aedes albopictus* in Florida, USA. Biol Invasions. 3: 151-166.
46. Lounibos LP, O'Meara GF, Nishimura N, Escher RL. 2003. Interactions with native mosquito larvae regulate the production of *Aedes albopictus* from bromeliads in Florida. Ecol Entomol. 28: 551-558.
47. Lutz A. 1905. Novas especies de mosquitos do Brasil. Impr Med S. Paulo. 13: 26-29.
48. Maciá A. 1995a. Ampliación de la distribución geográfica de *Haemagogus spegazzini* (Diptera: Culicidae) a la provincia de Mendoza (Argentina). Rev Soc Entomol Argent. 54: 1-4.
49. Maciá A. 1995b. Contribución al conocimiento de la ecología de mosquitos (Diptera: Culicidae) de la zona de La Plata. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 102 pp.
50. Maciá A. 1997. Age structure of adult mosquito (Diptera: Culicidae) populations from Buenos Aires province, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 92: 143-149.
51. Machado-Allison CE, Barrera RR, Frank JH, Delgado L, Gomez-Covas C. 1985. Mosquito communities in Venezuelan phytotelmata. En: Lounibos LP, Rey JR, Frank JH, eds. Ecology of Mosquitoes. Proceeding of a Workshop, Florida Medical Entomology Laboratory, Vero Beach, Florida. pp. 79-93.
52. Mangudo C. 2015. Hábitat larvales naturales de *Aedes aegypti* y de otros mosquitos de contenedores en un gradiente desde ambientes urbanos a selváticos en la localidad de San Ramón de la Nueva Orán. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Salta.
53. Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2011. Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in public areas in Aguaray, Salta province, Argentina. J Vect Ecol. 36: 227-230.
54. Mangudo C, Aparicio JP, Gleiser RM. 2014. Notes on the occurrence and habitats of *Sabethes purpureus* (Diptera: Culicidae) in Salta Province, Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 30: 57-60.
55. Mangudo, C., Aparicio, JP., Gleiser, RM. 2015. Tree holes as larval habitats for *Aedes aegypti* in urban, suburban and forest habitats in a dengue affected area. Bull Entomol Res. 105: 679-684.
56. Mangudo C, Aparicio JP, Rossi GC, Gleiser RM. 2016a. The community

of tree hole mosquitoes in urban and forest habitats in a Yungas rainforest area. Enviado.
57. Mangudo C, Campos RE, Rossi GC, Gleiser RM. 2016b. Snail shells as breeding site of *Limatus durhamii* (Diptera: Culicidae) in the Yungas of Argentina. Acta Tropica: en prensa.
58. Manso Soto AE, Martinez A, Prosen AF. 1953. Distribución geográfica de *Haemagogus* spp. y *Aedes (Gualteria) leucocaelenus* en Argentina y Bolivia según materiales de M. E. P. R. A. Misión Estudios Patol Reg Arg. 24:83-84.
59. Marti GA, Micieli MV, Maciá A, Lounibos LP, García JJ. 2007. Seasonality and abundance of the mosquito *Isostomyia paranensis* from phytotelmata in temperate Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 23: 252-258.
60. Martínez A, Prosen AF, Carcavallo RU. 1959. Algunos culicidos interesantes de la R. Argentina (Diptera, Culicidae). An Inst Med Reg. 5: 109-120.
61. Martínez S. 2005. Flora Fanerogámica Argentina Fasc. 94. 228. Apiaceae, parte 2. Subfamilia III. Saniculoideae. Programa Proflora, CONICET, Buenos Aires, Argentina.
62. Mattingly PF. 1969.The biology of mosquito-borne disease. The Science and biology series 1. London, Reino Unido: George Allen and Unwin LTD.
63. Micieli MV, García JJ, Becnel JJ. 2000. Life Cycle and Description of *Amblyospora camposi* n. sp.(Microsporidia: Amblyosporidae) in the Mosquito *Culex renatoi* (Diptera, Culicidae) and the Copepod *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda, Cyclopidae). J Eukaryot Microbiol. 47: 575-580.
64. Micieli MV, Marti GA, García JJ, Tranchida MC, Becnel JJ. 2007. Epizootiological studies of *Amblyospora camposi* (Microsporidia: Amblyosporidae) in *Culex renatoi* (Diptera: Culicidae) and *Paracyclops fimbriatus fimbriatus* (Copepoda: Cyclopidae) in a bromeliad habitat. J Inv Pathol. 94: 31-37.
65. Mogi, M. 1999. Phytotelmata: Small habitats support biodiversity. Tokyo: Kaiyasha Publ.
66. Naeem S. 1990. Patterns of the distribution and abundance of competing species when resources are heterogeneous. Ecology. 71: 1422-1429.
67. Natal D, Urbinatti PR, Taipe-Lagos CB, Certi-Junior W, Diederichsen ATB, Souza RG, Souza RP. 1997. The *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse) breeding in Bromeliaceae on the outskirts of an urban area of Southeastern Bazil. Rev Saúde Publ. 31: 517-518.
68. Oscherov EB, Bar ME, Damborsky MP, Avalos G. 2007. Culicidae (Diptera) de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, Argentina. Bol Mal Salud Amb. 47:221-229.
69. Pérgola F. 2011. De la misión de estudios de patología regional Argentina al Instituto Nacional de Medicina Tropical. Rev. Arg. Salud Pub. 2: 46-47.
70. Richardson BA, Hull GA. 2000. Insect colonization sequences in bracts of *Heliconia caribaea* in Puerto Rico. Ecol Entomol. 25: 460-466.
71. Ronderos RA, Schnack JA, Maciá A. 1992. Composición y variación estacional de una taxocenosis de Culicidae del ecotono subtropical Pampásico (Insecta, Diptera). Graellsia. 48: 3-8.
72. Röhnert U. 1950. Wasserfüllte baumhöhlen und ihre besiedlung. Ein beitrag zur fauna dendrolimnetica. Arch Hydrobiol. 44: 472-516.
73. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List 11: 1712 doi: http//dx.doi.org/10.15560/11.41712
74. Rossi GC, Harbach RE. 2008. *Phytotelmatomyia*, a new Neotropical subgenus of *Culex* (Diptera: Culicidae). Zootaxa. 1879: 1-17.
75. Rossi GC, Lestani EA. 2014. New records of mosquitoes (Diptera: Culicidae) from Misiones Province, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 73: 49-53.
76. Rossi GC, Pascual NT, Kristicevic FJ. 1999. First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 15: 422.
77. Schweigmann N, Vezzani D, Orellano P, Kuruc J, Boffi R. 2004. *Aedes albopictus* in an area of Misiones, Argentina. Rev Saúde Públ. 38: 136-138.
78. Service MW. 1993. Mosquitoes (Culicidae). Cap. 5. En: Lane RP, Crosskey RW, eds. Medical insects and arachnids. Londres: Chapmann & Hall. pp. 120-240.
79. Simard F, Nchoutpouen E, Toto JC, Fontenille D. 2005. Geographic distribution and breeding site preference of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Cameroon, Central Africa. J Med Entomol. 42: 726-731.
80. Siri A, Campos RE, Donato M. 2014. A new species of *Larsia* Fittkau, 1962 (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae) from phytotelmata of *Aechmea distichantha* Lemaire, 1853 (Bromeliaceae) in Argentina. Aquat Insects. 36: 125-134.
81. Srivastava DS. 2005. Do local processes scale to global patterns? The role of drought and the species pool in determining treehole insect diversity. Oecologia. 145: 204-214.
82. Stein M, Oria G, Bangher D, Delgado C, Almirón W. 2011. Mosquitos colectados en criaderos naturales en el Parque Provincial Pampa del Indio (Provincia del Chaco). 2º Encuentro Nacional sobre enfermedades olvidadas, XIV Simposio Internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Fundación Mundo Sano. Buenos Aires.
83. Stein M, Oria GI, Bangher D, Delgado C, Almirón WR. 2012. *Haemagogus spegazzini* y *Haemagogus leucocelaenus* (Diptera: Culicidae) colectados en Pampa del Indio, Provincia del Chaco. Universidad Nacional del Nordeste XVIII Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. Edición 2012.
84. Stein M, Dantur Juri MJ, Oria GI, Ramirez PG. 2013a. *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) epiphytes, potential new habitat for *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) collected in the province of Tucumán, northwestern Argentina. Fl Entomol. 96: 1202-1206.
85. Stein M, Zalazar L, Willener JA, Ludueña Almeida F, Almirón WR. 2013b. Culicidae (Diptera) selection of humans, chickens and rabbits in three different environments in the province of Chaco, Argentina Mem Inst Oswaldo Cruz. 108:563-571.
86. Stemberger RS. 1995. Pleistocene refuge areas and postglacial dispersal of copepods of the northeastern United States. Canad J Fish Aquat Sci. 52: 2197-2210.
87. Torales GJ, Hack WH, Turn B. 1972. Criaderos de culícidos en bromeliaceas del NW de Corrientes. Acta Zool Lilloana. 29: 293-308.
88. Trpis M. 1972. Seasonal changes in the larval populations of *Aedes aegypti* in two biotopes in Dar es Salaam, Tanzania. Bull Wld Hlth Org. 47: 245-255.
89. Trpis M. 1973. Ecological studies on the breeding of *Aedes aegypti* and other mosquitos in shells of the giant African snail *Achatina fulica*. Bull Wld Hith Org. 48: 447-453.
90. Trpis M, Hartberg, WK, Teesdalae C, McClelland GAH. 1971. *Aedes aegypti* and *Aedes simpsoni* breeding in coral rock holes on the coast of Tanzania. Bull Wld Hlth Org. 45: 529-531.
91. Vargas L. 1928. Ein interessanter biotope der bioconöse von wasser organismen. Biol Zentralblatt. 48: 143-162.
92. Yanoviak SP. 2001. The Macrofauna of water-filled tree holes on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica. 33: 110-120.
93. Williams DD. 2006. The Biology of Temporary Waters. Oxford: Oxford University Press.
94. Wiseman RH. Symes CB, McMahon JC, Teesdale CC. 1939. Report on a malaria survey in Mombasa, Nairovi, The Government of Kenya. pp 60.

Mosquitos que crían en microambientes artificiales

Marta G. **Grech**[1]
Francisco F. **Ludueña-Almeida**[2]

[1]Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP), Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, CONICET. Esquel, Chubut.
[2]Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba, CONICET, Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC), FCEFyN. Córdoba, Córdoba.

mgrech@comahue-conicet.gob.ar
francisco.luduena.almeida@unc.edu.ar

La denominación "microambientes artificiales" se refiere a contenedores manufacturados por el hombre, que son propicios para el desarrollo de estados inmaduros de mosquitos, constituyéndose en importantes hábitats larvales presentes en los ambientes urbanos. Entre los más comúnmente utilizados como sitios de cría se encuentran: latas, frascos, floreros, baldes, tachos, bebederos de animales y cubiertas de autos en desuso. Las características propias de los recipientes, del agua que contienen, así como su ubicación espacial, influyen no solo en la selección de los sitios de cría por parte de las hembras para oviponer, sino también en la eclosión de los huevos, el posterior desarrollo de larvas y pupas, y la emergencia de los adultos. A nivel mundial, *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti*, *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* y especies pertenecientes al complejo *Culex pipiens,* son frecuentemente las especies de mosquitos más abundantes que se desarrollan en estos microambientes. La literatura indica que la dinámica poblacional de especies de mosquitos se encuentra fuertemente afectada por efectos densodependientes, habiendo recibido mayor atención el estudio de la competencia intraespecífica y la mortalidad densodependiente. Respecto al estudio de las interacciones interespecíficas, la competencia en estos ambientes sería asimétrica, pudiendo el contexto ecológico revertir la magnitud y la dirección de la asimetría, afectando su resultado tanto los gradientes bióticos como abióticos. En Argentina, el conocimiento referido a sitios de cría de mosquitos del tipo recipiente artificial deriva en su mayoría del registro de los contenedores utilizados por *Ae. aegypti* desde su reintroducción en el país. Si bien *Ae. aegypti* es frecuentemente la especie más abundante en contenedores artificiales, seguida por especies del complejo *Cx. pipiens*, se conocen 34 especies de mosquitos pertenecientes a 9 géneros que se desarrollan en estos mismos ambientes. Existen numerosos trabajos, principalmente estudios observacionales sobre *Ae. aegypti*, y en menor medida sobre el complejo *Cx. pipiens*, en ambientes urbanos y cementerios donde se detallan los distintos tipos de contenedores utilizados por las especies más abundantes, la relación entre las características de los contendores y la presencia y/o abundancia de larvas, la distribución espacial a escala local (ciudades) y de microhábitat (distintos sectores dentro de cementerios), y la variación temporal y su relación con variables meteorológicas. Asimismo, aunque en menor medida, fueron realizados estudios experimentales enfocados en evaluar los efectos de la competencia larval bajo distintos contextos ecológicos, y los efectos de la temperatura y procedencia geográfica sobre los estadísticos vitales, principalmente de estados inmaduros.

Revisión y actualización general del tema

La denominación "microambientes artificiales" hace referencia a contenedores manufacturados por el hombre que son propicios para el desarrollo de estados inmaduros de mosquitos, constituyendo uno de los hábitats larvales más importantes en ambientes urbanos. Comprenden un grupo de ambientes acuáticos con características ecológicas distintivas: 1) son de tamaño pequeño comparados con ambientes naturales tales como charcos y pantanos, o ambientes artificiales como canales de riego, lagunas de retención, piletas de natación y tanques para almacenamiento de agua, 2) soportan un bajo número de especies con tamaños poblacionales pequeños, 3) la producción primaria es casi inexis-

tente y dependen del aporte externo de materia orgánica de origen vegetal y/o animal como fuente de energía, 4) son ambientes temporarios y usualmente la presencia de predadores es menos frecuente, siendo la competencia el principal proceso que regula la estructura de las comunidades de los mosquitos que los habitan (Washburn, 1995).

Los ambientes urbanos ofrecen una amplia variedad de contenedores artificiales factibles como sitios de cría de mosquitos, hallándose en los domicilios y peridomicilios, como así también en espacios públicos. La disponibilidad de recipientes en las ciudades es variable y se encuentra asociada a los hábitos de la población humana. Entre los más comúnmente utilizados como criaderos se encuentran: latas, frascos, floreros, baldes, tachos, bebederos de animales y cubiertas de autos en desuso. Difieren en el uso, ubicación, material de manufactura, color, forma, tamaño, volumen de agua que contienen, y en sus propiedades internas como contenido de materia orgánica (cantidad y calidad), comunidades microbianas y presencia de otras especies (Barrera *et al*., 2006). Todos estos factores influyen no solo en la selección de los sitios de cría por parte de las hembras para oviponer, sino también sobre la eclosión de los huevos, el posterior desarrollo de larvas y pupas, y la emergencia de los adultos (Vezzani y Schweigmann, 2002).

Dentro de las áreas urbanas, los cementerios son considerados ambientes propicios para el estudio de aspectos ecológicos de mosquitos, debido a que constituyen uno de los principales focos de producción, ofreciendo una elevada disponibilidad de contenedores con agua aptos para la oviposición y desarrollo de los estados inmaduros. Los recipientes de los cementerios son de forma y volumen relativamente homogéneos debido a que su principal uso es el de floreros (Vezzani, 2007). Asimismo, gomerías, desarmaderos de vehículos, basurales a cielo abierto y predios donde se deposita chatarra, constituyen importantes sitios de proliferación de mosquitos dentro de las ciudades, ya que ofrecen una amplia variedad de receptáculos capaces de contener agua.

La presencia de larvas de mosquitos en contenedores es usualmente el resultado de la elección por parte de las hembras al momento de oviponer y de la posterior supervivencia de las larvas. Las hembras de mosquitos utilizan una variedad de señales sensoriales incluyendo señales olfatorias, táctiles y visuales, que les permiten localizar sitios potenciales donde oviponer. En respuesta a dichas señales, las hembras elegirían hábitats de alta calidad para su progenie. Luego de la eclosión, la supervivencia de las larvas depende de la disponibilidad del recurso alimenticio, de la ocurrencia de interacciones intra- e interespecíficas como competencia y depredación, y de la tolerancia por parte de las larvas a variaciones de factores físicos y químicos como pH, temperatura y salinidad entre otros (Yee *et al*., 2010).

Las especies de mosquitos que se desarrollan frecuentemente en estos microambientes son *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus* y las correspondientes al complejo *Cx. pipiens*. Las hembras pertenecientes al género *Aedes* oviponen en recipientes artificiales como así también en huecos de árboles y otras pequeñas cavidades naturales que contengan agua. Estudios experimentales destinados a evaluar la preferencia por parte de las hembras para oviponer en contendores artificiales, mostraron que las hembras de este género podrían distinguir entre hábitats con y sin presencia de individuos conespecíficos, evitando oviponer en sitios con elevada abundancia de huevos de la misma especie (ej. Chadee *et al*., 1990; Almirón *et al*., 1999). Los huevos de *Aedes* son cementados individualmente en el borde del contenedor, por encima de la superficie del agua. El desarrollo embrionario normalmente transcurre en 48 hs, y una vez que éste se completa los huevos pueden resistir largos períodos de sequía (Clements, 1992). Disminuciones en el nivel de oxígeno disuelto en agua, por factores tanto químicos como biológicos, han sido asociadas como estímulo para la eclosión de los huevos del género *Aedes*. Las larvas de las especies de este género remueven activamente partículas adheridas a la superficie ya sea de sedimentos o vegetación, o de las paredes del contenedor, de las que se alimentan (Merritt *et al*., 1992). La profundidad del agua contenida en el receptáculo podría desempeñar un papel importante en el comportamiento larval. Así, en ambientes de mayor profundidad el gasto energético que deben realizar las larvas de este género se vería incrementado, al tener que buscar activamente partículas de alimento en el fondo del contendedor y regresar luego a la superficie para respirar (Skiff y Yee, 2014).

La oviposición y eclosión de huevos de *Ae. aegypti* se asociaron positivamente con la presencia de microorganismos. Las hembras depositarían un mayor porcentaje de huevos en contenedores enriquecidos con microbios. Asimismo, la presencia de microorganismos podría activar el mecanismo de eclosión independientemente de los niveles de oxígeno (Ponnusamy *et al*., 2008; 2011). Bajo condiciones de sequía los huevos de *Ae. aegypti* con frecuencia pueden permanecer viables durante más de un año, experimentando una mortalidad menor con respecto a los huevos de *Ae. albopictus* (Costanzo *et al*., 2005).

Las hembras de las especies del género

Culex depositan los huevos agregados, formando balsas que flotan en la superficie del agua. Las hembras de este género evitarían oviponer en hábitats con presencia de organismos predadores (Blaustein *et al*., 2005), así como en sitios con elevada abundancia de individuos conespecíficos (Reiskind y Wilson, 2004). Los huevos de *Culex* no resisten la desecación y la eclosión ocurre inmediatamente al completarse el desarrollo embrionario. Los estados inmaduros se desarrollan en una amplia variedad de criaderos, hallándose en recipientes artificiales, charcos de agua en el suelo, como así también cursos de agua con movimiento lento (Forattini, 2002). Respecto a su comportamiento alimentario, las larvas son filtradoras y se alimentan preferentemente de partículas que se encuentran suspendidas en la columna de agua o flotando en la superficie (Merritt *et al*., 1992).

La literatura indica que la dinámica poblacional de especies de mosquitos que habitan en contenedores artificiales se encuentra fuertemente afectada por efectos densodependientes, habiendo recibido mayor atención el estudio de la competencia intraespecífica y la mortalidad densodependiente. La densodependencia entre larvas de mosquitos es común, y afecta las tasas de crecimiento y desarrollo, resultando aquellos contenedores en donde la competencia larval es elevada, en la emergencia de adultos de menor tamaño, con longevidad y fecundidad disminuidas (Juliano, 2007), pudiendo incluso afectar de manera diferencial la capacidad vectorial de los adultos (Juliano *et al*., 2014). La importancia del estudio de los procesos densodependientes radica en que, cuando una población es regulada por procesos de esta naturaleza actuando en un estado particular de desarrollo (ej. la mortalidad densodependiente debida a la competencia intraespecífica de las larvas por el alimento), la adición de una fuente externa de mortalidad (ej. adición de organismos predadores o patógenos, o sustancias tóxicas) no siempre producirá el efecto deseado en la mortalidad total y en el tamaño poblacional. Así, la utilización de agentes externos de control para lograr la mortalidad de larvas en contenedores artificiales puede derivar en la ocurrencia de una mortalidad adicional, compensatoria o sobrecompensatoria. Esta última ocurre cuando reducciones en la densidad y reducciones asociadas a la mortalidad densodependiente exceden el incremento en mortalidad causado por la adición de una fuente externa de control; así la mortalidad total disminuye y se traduce en una mayor emergencia de adultos con respecto a contenedores en los que el agente está ausente (Washburn, 1995; Juliano, 2007). Es por ello, y específicamente relacionado al concepto de mortalidad sobrecompensatoria, que resulta importante determinar bajo qué circunstancias los tamaños poblacionales se incrementan en respuesta a aumentos en la tasa de mortalidad *per cápita*, fenómeno denominado "Efecto Hidra" (Abrams, 2009).

El estudio de las interacciones interespecíficas que ocurren en contenedores artificiales se ha ido incrementando en los últimos años. Sin embargo, su conocimiento deriva en su mayoría de estudios realizados en unas pocas especies del género *Aedes* en condiciones de laboratorio, siendo escasos los estudios a campo (Juliano, 2009), o los referidos a interacciones entre especies pertenecientes a los géneros *Culex* y *Aedes* (Allgood y Yee, 2014). Se ha reportado que *Ae. albopictus* es un competidor superior en su estado larval con respecto tanto a *Ae. aegypti* como a *Cx. pipiens*. Así, una rápida disminución y desplazamiento de las poblaciones residentes de *Ae. aegypti* luego de la introducción de *Ae. albopictus* fueron documentadas en Estados Unidos (O'Meara *et al*., 1995) y en Bermudas (Kaplan *et al*., 2010). En líneas generales, el conocimiento derivado del estudio de contenedores artificiales (principalmente involucrando a las especies *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*) mostró que la competencia interespecífica sería asimétrica, pudiendo el contexto ecológico revertir la magnitud y la dirección de la asimetría, afectando su resultado tanto los gradientes bióticos como abióticos. Así, la competencia por el alimento sería uno de los mecanismos probables para dichas interacciones, y el uso diferencial del recurso podría contribuir en una escala local a la coexistencia de competidores (Juliano, 2009). Recientemente y en un intento por explicar el rápido desplazamiento de *Ae. aegypti* por *Ae. albopictus*, sumado al mecanismo de competencia larval, se postuló la interferencia reproductiva ("satirización") entre adultos de ambas especies como un posible mecanismo implicado en los patrones de coexistencia y exclusión (Bargielowski *et al*., 2013).

La temperatura es uno de los factores abióticos más importantes que afectan a numerosos parámetros poblacionales de mosquitos. El estudio de su efecto en especies de mosquitos de contenedores artificiales se llevó a cabo principalmente en *Ae. aegypti*, y en menor medida en *Cx. quinquefasciatus*. Incrementos en la temperatura se asociaron con aumentos en la tasa de mortalidad, disminución del tamaño corporal de adultos y con la disminución de la actividad de oviposición de *Ae. aegypti* y *Cx. quinquefasciatus* (ej. Bar-Zeev, 1958; Rueda *et al*., 1990). Asimismo, mediante estudios en laboratorio, campo o de modelización realizados en su mayoría con *Ae. aegypti*, se determinó el efecto de la temperatura sobre la supervivencia de huevos, larvas y pupas,

tiempo de desarrollo larval, longevidad de adultos, duración del ciclo gonadotrófico, y en la dinámica de transmisión viral, evaluando la duración del período extrínseco de incubación (Eisen y Moore, 2013).

En contraste con la abundante literatura de estudios bajo regímenes de temperaturas constantes, son escasos los estudios en condiciones de temperaturas fluctuantes o de temperaturas bajas cercanas a los umbrales de tolerancia térmica de *Ae. aegypti*, registradas en los extremos del rango de distribución de esta especie. Estudios recientes evaluaron los cambios en los rasgos de historias de vida y competencia vectorial de *Ae. aegypti* bajo temperaturas constantes y fluctuantes, observando un impacto negativo en ambos atributos en condiciones de grandes fluctuaciones diurnas de temperatura (Carrington *et al*., 2013).

Estado del conocimiento en Argentina

Tipos de contenedores artificiales

En Argentina se registraron 34 especies de mosquitos pertenecientes a nueve géneros que se desarrollan en microambientes artificiales. En la Tabla 1 se detallan las especies encontradas en estos sitios de cría, utilizando como base la lista original presentada por Rossi y Almirón (2004).

El conocimiento referido a sitios de cría de mosquitos del tipo contenedor artificial en Argentina deriva en su mayoría del registro de los contenedores utilizados por *Ae. aegypti* desde su reintroducción en el país en el año 1986. Existen numerosos trabajos, principalmente estudios a campo en las zonas centro y norte de Argentina que detallan los distintos tipos de contenedores en los que se ha encontrado esta especie. Sin embargo, no en todos los trabajos se brinda información sobre la disponibilidad total y la productividad asociada a cada tipo de contenedor, dificultando así la interpretación del uso del recurso, o la identificación de preferencias por un determinado tipo de recipiente, necesaria para llevar a cabo medidas de control (Vezzani y Carbajo, 2008).

Se identificaron los microambientes utilizados por *Ae. aegypti* en distintas localidades, siendo los más frecuentes recipientes de formas cilíndricas, con boca ancha y poco profundos, de plástico, vidrio, metal, cerámica o caucho, tales como floreros, latas, frascos, baldes y neumáticos en desuso. Asimismo, se registró esta especie en recipientes artificiales de mayor tamaño como tanques de almacenamiento de agua y cisternas (Tabla 1) (Rossi y Almirón, 2004). En ambientes acuáticos del tipo charcos, zanjas, lagunas o ríos, *Ae. aegypti* no se cría naturalmente.

Los registros de *Ae. albopictus* se encuentran acotados al noreste de Argentina en la provincia de Misiones. Esta especie se registró en contenedores de hasta 5 litros de capacidad del tipo jarras, frascos, latas, cacerolas, baldes y botellas plásticas cortadas, como así también en neumáticos en desuso (Tabla 1) (Rossi y Almirón, 2004). Contrariamente a lo ocurrido en Estados Unidos y Bermudas, a la fecha no se documentaron cambios en la distribución de *Ae. albopictus* en Argentina desde su primer registro en el año 1999, como así tampoco disminución o desplazamiento de las poblaciones residentes de *Ae. aegypti* por *Ae. albopictus*.

Las especies del género *Culex* más frecuentemente reportadas en la literatura como halladas en microambientes artificiales son las pertenecientes al complejo *Cx. pipiens*, junto a *Culex maxi*. *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus* estuvieron presentes en recipientes de cemento, vidrio, metal, cerámica, caucho o mármol, poco profundos hasta 18 cm, del tipo floreros, baldes y neumáticos en desuso, como también en desagües, piscinas y tanques de agua potable. *Culex maxi* se registró habitando microambientes de caucho, cemento, metal y vidrio, como floreros, ovitrampas, larvitrampas, piscinas y embarcaciones. Por su parte, dos especies depredadoras del género *Toxorhynchites* fueron halladas en recipientes de caucho, plástico y vidrio, del tipo ovitrampa, larvitrampa, neumáticos y cámaras sépticas en desuso (Tabla 1) (Rossi y Almirón, 2004).

Las restantes 27 especies presentes en Argentina halladas en recipientes artificiales como sitios de cría son 12 especies del género *Culex*, seis de *Anopheles*, cuatro de *Aedes* y una de cada uno de los géneros *Limatus*, *Lutzia*, *Orthopodomyia*, *Psorophora* y *Uranotaenia*. Estas especies se hallaron principalmente en recipientes de caucho (a excepción de los géneros *Orthopodomyia* y *Psorophora*), seguidos por recipientes de metal, vidrio y plástico. En las provincias de Córdoba, Buenos Aires, Corrientes, Misiones y Chaco se ha registrado el mayor número de especies de este grupo en contenedores artificiales (entre ocho y cuatro especies) (Tabla 1).

Las características más frecuentemente mencionadas en la literatura referida a los recipientes artificiales hallados en Argentina, hacen alusión al tipo de recipiente y material de manufactura, y en menor medida al tamaño de los mismos (Tabla 1). Los materiales constituyentes de los recipientes detectados como sitios de cría fueron caucho,

cemento, cerámica, mármol, metal, plástico y vidrio. Recipientes de caucho (neumáticos en desuso) fueron los más utilizados por los mosquitos, registrándose un total de 22 especies en ellos, seguidos por contenedores de vidrio, metal y plástico, ocupados por 13, 12 y 10 especies respectivamente. Recipientes de cerámica (dos especies) y mármol (una especie) fueron los menos habitados. Respecto al tamaño de los recipientes, la información recabada muestra variaciones que comprenden recipientes de tamaños pequeños hasta 100 litros de capacidad. Sin embargo, existe una baja frecuencia de registros para esta variable, dándose a conocer dicha información sólo para cinco especies (Tabla 1).

Respecto a la información detallada por provincia, se observan descripciones de microambientes artificiales efectuadas en 10 provincias, principalmente de las zonas norte y centro del país, alcanzando al sur la provincia de Neuquén. Las provincias con mayor cantidad de registros de especies habitando microambientes artificiales son Córdoba y Misiones (11 especies cada una), Buenos Aires (10 especies), Corrientes (nueve especies) y Chaco (siete especies). Para las regiones noroeste y sur de Argentina la cantidad de registros es menor, con dos especies en la provincia de Salta y una en Neuquén.

La bibliografía recabada muestra también que para tan solo cuatro especies se detallan con mayor frecuencia los sitios de cría utilizados, observándose un total de 47 artículos en los que se mencionan los microambientes artificiales utilizados por *Ae. aegypti*, seguida por *Cx. quinquefasciatus* y *Cx. pipiens*, citadas en 14 y 11 artículos respectivamente, y por *Cx. maxi* en 10 artículos. Los microambientes utilizados por las restantes especies se detallan escasamente, variando la cantidad de artículos entre uno y seis, dependiendo de la especie (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de mosquitos que se desarrollan en recipientes artificiales en Argentina. Se incluyen los detalles publicados referidos a las características de los recipientes, provincia donde fueron halladas y las citas bibliográficas correspondientes. Provincia: BA: Buenos Aires, CH: Chaco, CO: Córdoba, COR: Corrientes; ER: Entre Ríos, FO: Formosa, LP: La Pampa, MI: Misiones, NE: Neuquén, SA: Salta, s/d: sin datos.

	Características de los recipientes										
	Material de construcción							Tamaño			
Especie	Caucho	Cemento	Cerámica	Mármol	Metal	Plástico	Vidrio	Hasta 500 mL	10 a 100 L	Provincia	Bibliografía
Ae. fluviatilis	x	x			x	x				CO,COR,ER,MI	3, 59, 60, 80, 82, 87
Ae. milleri		x								CO	3, 80
Ae. scapularis	x				x	x				CH	80, 95
Ae. aegypti	x		x		x	x	x	x		BA,CH,CO,COR,FO,LP,MI, NE,SA	2, 5, 6, 8, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 27, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 43, 46, 47, 48, 50, 54, 59, 60, 64, 66, 67, 73, 80, 82, 83, 87, 88, 92, 93, 94, 95, 97, 98, 100, 102, 103, 106, 109, 110
Ae. albopictus	x						x	x		MI	60, 80, 81, 82, 87
Ae. terrens	x									s/d	80
An. albitarsis	x	x								CH,CO	3, 80, 92
An. argyritarsis										s/d	80
An. braziliensis	x									s/d	80
An. darlingi										s/d	80
An. deaneorum										s/d	80
An. galvaoi										s/d	80
Cx. acharistus	x				x	x	x		x	CO	3, 80
Cx. apicinus	x	x			x	x	x			BA,CO	3, 43, 80
Cx. bidens					x		x		x	BA,CH,CO,COR	3, 22, 71, 80, 93
Cx. brethesi	x				x					s/d	80
Cx. coronator					x		x			MI	59, 60, 80
Cx. dolosus					x		x			BA,CO	3, 22, 43, 80
Cx. eduardoi	x									BA,COR,MI	60, 70, 85, 100, 106
Cx. maxi	x	x			x		x			BA,CH,CO,COR,MI	3, 22, 43, 60, 71, 73, 80, 92, 95, 100
Cx. mollis	x				x					BA,COR	70, 80, 106
Cx. pipiens	x	x	x	x	x	x	x			BA,LP	22, 33, 43, 67, 80, 83, 84, 85, 98, 100, 106
Cx. quinquefasciatus	x	x				x	x	x		CH,CO,COR,FO,LP,MI	3, 4, 29, 48, 50, 59, 70, 71, 73, 80, 92, 93, 95
Cx. saltanensis										CH,CO,COR	3, 70, 95
Cx. tatoi	x									BA,COR,MI	22, 43, 60, 100
Cx. intrincatus										s/d	80
Cx. corniger	x									s/d	80
Li. durhamii	x									MI	59, 80, 87
Lt. bigoti	x					x	x			MI	60, 80
Or. sampaioi							x			s/d	80
Ps. cingulata						x				s/d	80
Tx. haemorrhoidales separatus	x									MI,SA	60, 82
Tx. theobaldi	x					x	x			BA	80, 85
Ur. nataliae	x									s/d	80

Asociación entre especies

Aedes aegypti es la especie más frecuente y abundante en contenedores artificiales, y se la encontró conviviendo con especies de los géneros *Aedes*, *Culex*, *Limatus* y *Toxorhynchites*. Por otra parte, las especies del complejo *Cx. pipiens*, también abundantes en los microambientes, estuvieron asociadas a otras especies del mismo género y a la especie *Ae. aegypti* (Tabla 2). De las especies de mosquitos halladas en contenedores artificiales, las únicas depredadoras pertenecen al género *Toxorhynchites*, las cuales se registraron asociadas a las especies del género *Aedes* en las provincias de Salta y Misiones, respectivamente.

La presencia de más de dos especies conviviendo en un mismo contendor se registró ocasionalmente, reportándose a *Ae. aegypti*, *Cx. quinquefasciatus* y *Cx. apicinus* (Grech, 2013), así como también a especies del complejo *Cx. pipiens*, *Ae. aegypti*, *Culex coronator* y *Limatus durhamii* (Lestani *et al*., 2002). Una elevada frecuencia de especies coexistiendo podría indicar que determinadas condiciones del hábitat larval (ej. características propias del recipiente, del agua que contiene, o su ubicación espacial) serían aptas para la oviposición de esas especies (Vezzani y Albicócco, 2009); sin embargo, interacciones interespecíficas más complejas podrían estructurar las comunidades de mosquitos que habitan dichos microambientes, siendo necesaria la realización de ensayos experimentales que profundicen el estudio de estas relaciones.

Tabla 2. Pares de especies de Culicidae que se hallaron conviviendo en un mismo microambiente en Argentina. Se indican las publicaciones en las cuales fueron mencionadas las asociaciones entre las especies.

Especie	*Ae. aegypti*	*Ae. albopictus*	*Cx. apicinus*	*Cx. maxi*
Ae. aegypti	-			
Ae. albopictus	87	-		
Ae. fluviatilis		87		
Cx. apicinus			-	
Cx. maxi				-
Cx. pipiens	67,100			
Cx. quinquefasciatus	50,95		50	71
Culex sp.	66	87		
Li. durhamii	59	87		
Toxorhynchites sp.	66	87		

Relación entre las características de los contenedores y la presencia de culícidos

Los estudios referidos a la relación entre las características de los contendores y la presencia y/o abundancia de larvas de las especies más abundantes, han sido en su mayoría de tipo observacional, por lo tanto sería de gran utilidad la realización de ensayos en campo y laboratorio que ayuden a determinar tal preferencia. Se han reportado observaciones en distintas localidades, arribando a conclusiones disímiles respecto a los patrones de ocupación. Estudios llevados a cabo en cementerios de Buenos Aires evaluaron la aptitud como hábitat larval para *Ae. aegypti* de contenedores de distintos materiales de manufactura (plástico, vidrio, cerámica y metal) (Vezzani y Schweigmann, 2002) y volúmenes de agua (0-0,5; 0,5-1; 1-3; >3 litros) (Vezzani *et al*., 2004a). La ocupación de recipientes de distintos materiales por *Ae. aegypti* varió dependiendo de las condiciones microambientales. Así, en áreas con sombra el uso del recurso fue proporcional a su disponibilidad en el ambiente, mientras que en áreas con exposición al sol, esta especie ocupó con mayor frecuencia recipientes plásticos y con menor frecuencia recipientes metálicos. Respecto al volumen de agua, si bien *Ae. aegypti* estuvo presente en contenedores de distintos volúmenes, no mostró preferencia por ninguna clase en particular en el rango de volúmenes analizado. Un patrón de oviposición similar, dependiente de las condiciones micro-

ambientales, fue detectado para esta especie en la provincia de Salta. El número de huevos depositado varió en recipientes de distintos colores, dependiendo de las condiciones del ambiente lumínico en el que se encontraban las ovitrampas. En condiciones de sombra, las hembras depositaron huevos de manera indistinta en recipientes de color negro, rojo o blanco; en tanto que, bajo luz solar directa el número de huevos fue mayor en los recipientes negros y rojos (Badano y Regidor, 2002).

En las provincias de Misiones y Corrientes el porcentaje de infestación de *Ae. aegypti* fue mayor en neumáticos de tamaño pequeño, en tanto que en especies del complejo *Cx. pipiens* se observó lo contrario. Es importante destacar que *Ae. aegypti* fue hallado tanto en recipientes con agua limpia, así como en recipientes conteniendo agua con distintos grados de turbidez (Lizuain *et al*., 2014). En el área insular del partido de Tigre, provincia de Buenos Aires, Cardo *et al*. (2015) evaluaron la comunidad de mosquitos que habitan en contenedores artificiales. *Culex dolosus* y *Cx. pipiens* fueron las especies más abundantes y ocuparon con mayor frecuencia recipientes con volúmenes de agua entre 10-1.000 litros, en tanto que *Ae. aegypti* estuvo presente en menor cantidad en contenedores pequeños con volúmenes de agua menores a 1 litro. Los modelos desarrollados mostraron que, recipientes ubicados en áreas recreacionales o de disposición de residuos, de materiales resina/fibra de vidrio, con volúmenes de agua intermedios (1,1-50 litros), y en desuso (localizados en áreas con sombra parcial o total) o en uso (en áreas expuestas al sol), fueron aquellos con mayor probabilidad de contener estados inmaduros de mosquitos.

Distribución espacial de las especies de culícidos

El conocimiento de la distribución espacial de especies que habitan en contenedores artificiales en los ambientes urbanos proviene en su mayoría de estudios sobre *Ae. aegypti*, y en menor frecuencia sobre especies del complejo *Cx. pipiens*. Mediante la detección de la actividad de oviposición con ovitrampas y a través de la identificación de sitios de cría mediante el relevamiento de índices aédicos, se evaluaron los patrones de distribución espacial de *Ae. aegypti* a escala de microhábitat (distintos sectores dentro de cementerios), y a escala local (distintos sectores dentro de ciudades). A escala de microhábitat, la presencia de inmaduros de esta especie en cementerios de Buenos Aires se asoció positivamente a sitios de cría rodeados por vegetación, y de baja exposición al sol (Vezzani *et al*., 2005; Vezzani y Albicócco, 2009), así como también con una proporción menor de superficie edificada (Rubio *et al*., 2013).

A escala local los patrones de infestación observados para *Ae. aegypti* en distintas localidades estarían relacionados inversamente con el grado de urbanización. Así, en la ciudad de Buenos Aires, se observó un mayor nivel de infestación por *Ae. aegypti* en zonas periféricas, con edificaciones de baja altura, disponibilidad de recipientes para el desarrollo de inmaduros, y presencia de vegetación para resguardo de los adultos. Por el contrario, en zonas comerciales, con elevada densidad de edificios y abundante población humana, el nivel de infestación por el vector fue menor (Carbajo *et al*., 2004a, 2006). Resultados similares fueron obtenidos en la ciudad de Córdoba donde sectores con un elevado número de huevos de *Ae. aegypti* correspondieron a barrios residenciales con construcciones bajas y con amplias extensiones de espacios verdes (Grech, 2013). En la ciudad de Orán (Salta), una elevada concentración de huevos de *Ae. aegypti* fue detectada en las zonas sur y centro-este, próximas a plantaciones de bananeros, gomerías, como así también al cementerio municipal (Estallo *et al*., 2013).

Respecto a la relación entre temperatura y el patrón espacial de oviposición, De Majo *et al*. (2013) observaron en la ciudad de Buenos Aires que la actividad de oviposición fue mayor en sitios con elevada temperatura y baja mortalidad de huevos, siendo la temperatura no solo la variable con más influencia sobre la abundancia del vector a nivel poblacional, sino también la que mejor explicó la heterogeneidad espacial de esta especie registrada previamente por Fischer *et al*. (2011). Estos últimos autores observaron una mortalidad diferencial de huevos de *Ae. aegypti* siguiendo un gradiente noreste-suroeste, siendo mayor el porcentaje de mortalidad (30,6 %) en el sitio noreste en cercanías al Río de la Plata. Respecto a la mortalidad de huevos durante el periodo invernal, resultados opuestos a los observados en Buenos Aires fueron obtenidos en la ciudad subtropical de Resistencia, donde el porcentaje de mortalidad fue mayor (48,6 %), sin detectarse diferencias espaciales desde la zona centro hacia la periferia de la ciudad (Giménez *et al*., 2015).

A una escala mayor (distintos municipios dentro de la provincia de Buenos Aires), Rubio *et al*. (2011) evaluaron el efecto de la urbanización en la distribución espacial no solo de *Ae. aegypti*, sino también de *Cx. pipiens*. Analizando los niveles de infestación en neumáticos en municipios con niveles de urbanización alto, medio y bajo, observaron para ambas especies una relación inversa siendo mayores los niveles de infestación en municipios con niveles de urbanización bajos. Cardo *et al*. (2014), empleando los datos de Rubio *et al*. (2011), propusieron un modelo de zonación que combina el gradiente de urbanización con la temperatura. Con dicho modelo estos autores predicen que la probabilidad de encontrar mosquitos es mayor en sitios poco urbanizados con temperaturas altas o bajas, así como en sitios muy urbanizados con temperaturas bajas. Por el contrario en sitios con urbanización y temperatura elevadas la ocurrencia de mosquitos sería menor. En todas las posibles combinaciones, condiciones de sombra favorecerían la presencia de mosquitos por sobre las condiciones de luz solar directa.

Distribución temporal de las especies de culícidos

La actividad de oviposición de *Ae. aegypti* se ha estudiado mediante ovitrampas en regiones subtropicales y templadas del país, mostrando diferentes patrones estacionales asociados a las fluctuaciones de las variables meteorológicas de temperatura y precipitación. En la provincia subtropical del Chaco, la actividad de oviposición se detectó entre los meses de noviembre y junio, con picos de máxima abundancia a principios de diciembre y en el mes de abril (Stein *et al*., 2005b). A diferencia de ello, en la provincia de Salta se colectaron huevos de *Ae. aegypti* durante todos los meses del año, con picos de abundancia en febrero y marzo (Micieli y Campos, 2003; Estallo *et al*., 2011a). En la región metropolitana de Buenos Aires, el patrón de oviposición fue discontinuo, registrándose entre los meses de octubre y mayo (ej. Campos y Maciá, 1996; Carbajo *et al*., 2004b). En tanto que, en la ciudad de La Plata, Micieli *et al*. (2006) observaron la presencia de huevos de *Ae. aegypti* durante el periodo diciembre-junio. En la provincia de Córdoba, luego de notificada la presencia de *Ae. aegypti* en el año 1995, Avilés *et al*. (1997) registraron su actividad de oviposición entre los meses de diciembre y junio en dos localidades del interior. Posteriormente, en Córdoba Capital el inicio de la oviposición de esta especie se registró a fines de noviembre, y se extendió hasta mediados de mayo, con máximos de abundancia en febrero y marzo (Domínguez *et al*., 2000; Grech, 2013). En la provincia de La Pampa, se detectó actividad en los meses de verano, correspondientes a febrero y marzo (Diez *et al*., 2014). En cuanto al patrón diario de oviposición de *Ae. aegypti*, existen registros sólo de la ciudad de Orán, siendo mayor la cantidad de oviposiciones entre las 16 y 20 hs (Estallo *et al*., 2011b).

Al parecer, las bajas temperaturas invernales impiden el desarrollo de los estados inmaduros y detienen la oviposición de *Ae. aegypti*, registrándose su cese a una temperatura cercana a los 17 °C (ej. Campos y Maciá, 1996; Vezzani *et al*., 2004b). La ciudad de Orán mostró un patrón particular, en el que las bajas temperaturas del mes de julio de 2006 (mínima media mensual aproximada de 10 °C) no detuvieron la oviposición, observándose un patrón continuo durante todo el año. Sin embargo, en el periodo invernal de 2007 en el que se registraron temperaturas menores a 10 °C, la actividad de oviposición cesó durante 9 semanas consecutivas entre julio y agosto (Estallo *et al*., 2015).

Un modelo desarrollado para la dinámica poblacional de *Ae. aegypti* de la ciudad de Buenos Aires, sugiere que la persistencia de poblaciones locales depende de la temperatura anual media, de las variaciones estacionales de la temperatura y de la disponibilidad de los sitios de cría (Otero *et al*., 2006). Romeo Aznar *et al*. (2013) trabajaron sobre dicho modelo reformulando el proceso de eclosión de los huevos (incorporando precipitaciones diarias). La actividad de oviposición estimada por el modelo fue comparada con la registrada en campo, indicando ambas que la oviposición ocurriría durante periodos de sequía y que se recuperaría luego cuando las condiciones del tiempo se restablecen.

Byttebier *et al*. (2014) evaluaron la respuesta de eclosión de huevos de *Ae. aegypti* a bajas temperaturas correspondientes a los periodos de invierno tardío y primavera en Buenos Aires (rango: 12-20 °C), los cuales fueron sometidos a diferentes condiciones de almacenamiento y del medio de eclosión proporcionado (estímulo de eclosión débil o fuerte). Los resultados obtenidos por estos autores mostraron en líneas generales, una menor respuesta de eclosión en huevos sometidos a bajas temperaturas y en condiciones con un estímulo débil, así como también en huevos más viejos colectados a mediados del verano. Las condiciones que desencadenaron una menor respuesta de eclosión condujeron a una mayor proporción de huevos remanentes, lo que permitiría a la población mantener un banco de huevos para oportunidades futuras favorables. Por

su parte, empleando modelos matriciales de simulación y datos publicados sobre la biología de la especie, Simoy *et al*. (2015) hallaron que la pupación en *Ae. aegypti* no se produciría a temperaturas inferiores a 8 °C. Por otro lado, calcularon la tasa de crecimiento de la población a temperaturas entre 11 y 30 °C, obteniendo una función creciente que muestra que temperaturas mayores a 12 °C son suficientes para el crecimiento poblacional. Estos autores concluyeron que el estado de huevo regularía la dinámica poblacional en todas las estaciones.

Respecto a la asociación entre la actividad de oviposición y el régimen de precipitaciones, esta varía entre localidades, y no siempre representa un buen predictor de la abundancia de huevos luego de iniciada la temporada de actividad. Debido a que los recipientes se ubican en su mayoría en los domicilios, la fuente principal de agua para su llenado podría ser otra distinta al aporte de las lluvias, ligada a los hábitos humanos. De esta manera, variaciones en los patrones de precipitación no necesariamente se verían reflejados en cambios en la abundancia del mosquito.

Los patrones de fluctuación temporal de larvas de especies pertenecientes al complejo *Cx. pipiens* mostraron en líneas generales la presencia de estas especies en los sectores norte y centro de Argentina a lo largo de todo el año, con un máximo de abundancia en los meses de verano, sugiriendo que las temperaturas extremas invernales no serían suficientes para interrumpir su desarrollo. En la provincia subtropical del Chaco, *Cx. quinquefasciatus* fue una de las especies más abundantes en muestreos realizados en criaderos artificiales durante la época cálida y lluviosa, disminuyendo luego su abundancia cuando las temperaturas fueron bajas y las precipitaciones escasas (Stein *et al*., 2002). Resultados similares fueron obtenidos en la ciudad de Córdoba, donde estados inmaduros y adultos de *Cx. quinquefasciatus* fueron colectados durante las cuatro estaciones climáticas, registrando un pico de abundancia en primavera y otro en los meses de verano (ej. Grech *et al*., 2013; Batallán *et al*., 2015). En tanto que, en la provincia de Buenos Aires la presencia de *Cx. pipiens* fue reportada a lo largo de todo el año (Fischer *et al*., 2000; Fischer y Schweigmann, 2010), siendo los estados inmaduros de esta especie más abundantes en el verano durante el mes de febrero (Fischer y Schweigmann, 2004).

Relaciones intra e interespecíficas

El estudio de las interacciones intra- e interespecíficas en las comunidades de mosquitos que habitan microambientes artificiales en Argentina ha sido enfocado principalmente en *Ae. aegypti* y especies del complejo *Cx. pipiens* provenientes de Buenos Aires. Bajo distintos contextos ecológicos, se evaluó el efecto de la competencia sobre estadísticos vitales de los estados inmaduros. Las distintas condiciones experimentales abarcaron variaciones en el tamaño y forma de los recipientes, variaciones en la densidad de alimento suministrada, variaciones en la densidad larval y en la abundancia relativa de especies, así como también el efecto letal de predadores. Sin embargo, resta aún realizar estudios que evalúen el efecto de estas condiciones sobre los estadísticos vitales de adultos tanto en laboratorio como en campo, fundamentalmente fecundidad y longevidad, ambos relacionados positivamente con el riesgo de transmisión de enfermedades. Asimismo, son necesarios ensayos que contemplen el efecto de fuentes de alimento de distinta calidad, y el efecto no letal de predadores y parásitos que pudiera inducir cambios y modificar el comportamiento, desarrollo y crecimiento de las larvas.

Maciá (2006) registró la dependencia de los estadísticos vitales de *Ae. aegypti* proveniente de Buenos Aires en función del tipo de contenedor (neumáticos y ovitrampas). El tamaño de los recipientes tuvo un efecto significativo sobre el tiempo de desarrollo de esta especie, siendo menor en contenedores grandes con un litro de agua en su interior. Por su parte, Romeo Aznar *et al*. (2015) desarrollaron un modelo en el cual los individuos inmaduros de *Ae. aegypti* avanzan a través de estados sucesivos, de acuerdo a tasas de transición tanto dependientes como independientes del alimento. Así, a partir del modelo y de ensayos realizados en laboratorio, estos autores postularon que el desarrollo de las larvas transcurre a través de una secuencia de pasos (donde cada paso implica el movimiento desde un estado al siguiente en la secuencia de desarrollo), algunos de los cuales dependen del alimento disponible. Mientras el alimento es abundante, se puede considerar que todos los pasos tienen la misma duración. Cuando el alimento escasea (manteniéndose en niveles que aún permiten la subsistencia de los individuos), aquellos pasos que dependen del alimento toman tiempos considerablemente mayores. En tanto que, a niveles extremos de escasez de alimento, se produciría un aumento marcado en la mortalidad de larvas. Asimismo, estos autores reexaminaron los tiempos de desarrollo de *Ae. aegypti* obtenidos en condiciones experimentales de campo (Southwood *et al*., 1972) y laboratorio (Rueda *et al*.,

1990), concluyendo que la emergencia sincrónica de los miembros de las cohortes depende de las condiciones ambientales de cría.

Estudios realizados en contenedores de pequeño volumen en la provincia de Buenos Aires, probaron la existencia de competencia intraespecífica en poblaciones de *Ae. aegypti* (Maciá, 2009), e interespecífica entre poblaciones de *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens*, siendo más afectada esta última especie (Francia y Maciá, 2011). En tanto que, estudios llevados a cabo en la ciudad de Córdoba mostraron un patrón de competencia asimétrica opuesto al observado en Buenos Aires, donde el tiempo de desarrollo y la supervivencia de *Ae. aegypti* fueron afectados significativamente por la presencia de individuos de *Cx. quinquefasciatus* en el recipiente, y no de manera contraria (Grech, 2013).

La presencia de predadores fue registrada en su mayoría en ambientes acuáticos permanentes y semipermanentes, no así en contenedores artificiales. Sin embargo, estudios experimentales en los que se evaluó el efecto letal de predadores, llevados a cabo por Micieli *et al*. (2002), Marti *et al*. (2004) y Tranchida *et al*. (2009), sugieren que las especies *Mesocyclops annulatus* (Wierzejski) (copépodo) y *Girardia anceps* (Kenk) (planaria) podrían ser potenciales agentes de control en microambientes artificiales. Por otro lado, Marti *et al*. (2004) registraron una mayor cantidad de huevos de *Ae. aegypti* en contenedores con *M. annulatus*, indicando que las hembras de este mosquito no evitarían oviponer en sitios con presencia de dicho predador.

Estadísticos vitales

El conocimiento del tiempo de desarrollo, supervivencia y fecundidad de poblaciones de mosquitos en Argentina ha sido abordado no sólo bajo distintos escenarios de competencia intra- o interespecífica, sino también ante distintas condiciones de temperatura y procedencia geográfica. Relaciones entre temperatura y estadísticos vitales de *Ae. aegypti*, *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus* fueron reportadas bajo distintas condiciones de cría en temperaturas constantes de laboratorio (Loetti *et al*., 2011), y temperaturas fluctuantes de campo (Almirón y Brewer, 1996b; Domínguez *et al*., 2000) y de laboratorio (Grech *et al*., 2015). En líneas generales, los tiempos de desarrollo de larvas y pupas estuvieron afectados por las distintas condiciones térmicas de cría, disminuyendo con incrementos en la temperatura. Así, los tiempos de desarrollo medios de los estados inmaduros reportados para poblaciones de *Ae. aegypti* provenientes de Córdoba variaron entre 21,9 y 8,6 días en un rango de temperaturas de 15,2-25,3 °C (Grech *et al*., 2015), y entre 19,9 y 11,8 días a 18,9-22,1 °C (Domínguez *et al*., 2000); en tanto que los tiempos de desarrollo de poblaciones de *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus* variaron entre 39,8 y 8 días en un rango de 10-30 °C (Loetti *et al*., 2011), y 23,5 y 9,2 días a 16,6-25,2 °C (Grech *et al*., 2015), respectivamente. Los patrones de supervivencia de los estados inmaduros observados en estas especies mostraron una relación opuesta a los tiempos de desarrollo, aumentando con incrementos en la temperatura. Los porcentajes de supervivencia de *Ae. aegypti* reportados variaron entre 26 % a 15,2 °C y 92 % a 21,6 °C, y de *Cx. quinquefasciatus* entre 32-88 % a 16,6-25,2 °C, respectivamente (Grech *et al*., 2015). En un rango de temperaturas más amplio, Loetti *et al*. (2011) observaron para *Cx. pipiens* un valor máximo de supervivencia de 76 % a 25 °C; en tanto que a temperaturas extremas de 7 y 33 °C los porcentajes de supervivencia de inmaduros fueron casi nulos (0-1,6 %).

Las relaciones de la temperatura con el tiempo de desarrollo fueron abordadas en Argentina mediante la estimación del umbral térmico de desarrollo (UTD) y tiempo fisiológico, ambos parámetros de importancia ecológica en el estudio de organismos ectotermos. El UTD es el valor de temperatura por debajo del cual no se desarrollan los estados inmaduros; en tanto que el tiempo fisiológico es el producto de la temperatura media por encima del UTD multiplicada por el número de días que tarda en completarse el desarrollo, y se expresa en grados-día (Clements, 1992). En poblaciones de *Ae. aegypti* los valores de UTD obtenidos fueron de 12,8 °C (Domínguez *et al*., 2000), y 11,1 °C (Grech *et al*., 2015). El UTD obtenido para *Cx. quinquefasciatus* fue de 9,5 °C (Almirón y Brewer, 1996b) y 10,9 °C (Grech *et al*., 2015), y para *Cx. pipiens* 5 °C (Loetti *et al*., 2011). Los valores de este parámetro registrados previamente para las poblaciones de *Ae. aegypti* y *Cx. quinquefasciatus* provenientes de Córdoba (Domínguez *et al*., 2000; Almirón y Brewer, 1996b), fueron similares a los obtenidos luego de transcurrida más de una década, con diferencias de aproximadamente 1,6 °C (Grech *et al*., 2015). Respecto al tiempo fisiológico de estas especies, se registraron valores de 97,3 grados-día para *Ae. aegypti* y 136,9 grados-días para *Cx. quinquefasciatus* (Grech *et al*., 2015). En poblaciones de *Cx. pipiens* los valores observados fueron de 186,5 y 199,5 grados-día, para machos y hembras, respectivamente (Loetti *et al*., 2011).

Poblaciones de *Ae. aegypti* provenientes de distintas localidades de la provincia de Misiones manifestaron diferencias en los estadísticos vitales (Tejerina *et al*., 2009), como así también entre poblaciones de distintas provincias del norte y centro del país criadas bajo condiciones templadas de la provincia de Córdoba (Grech *et al*., 2010). Tejerina *et al.* (2009) evaluaron los tiempos de desarrollo y supervivencia de los estados inmaduros, así como la longevidad y fecundidad de adultos de poblaciones provenientes de los sectores este y oeste de la provincia de Misiones. Los estadísticos vitales estimados para los estados inmaduros no presentaron diferencias entre poblaciones de distintas regiones. Sin embargo, la longevidad y fecundidad de las hembras difirieron, siendo mayores en la localidad de Posadas (zona oeste de Misiones), registrando una longevidad de 58 días y fecundidad promedio de 307,44 huevos/hembra.

Respecto a poblaciones de *Ae. aegypti* provenientes de las provincias de Misiones, Salta y Córdoba, criadas simultáneamente bajo condiciones de laboratorio, Grech *et al*. (2010) observaron diferencias en los tiempos de desarrollo y supervivencia de larvas. Así, el tiempo de desarrollo varió entre 6,9-7,9 días para las poblaciones de Córdoba y Salta, en tanto que los porcentajes de supervivencia fueron mayores para poblaciones de Misiones (85,8 %), y difirieron de los registrados para el sector noroeste del país, de la provincia de Salta (59,2 %). Las diferencias obtenidas para dichos estadísticos entre poblaciones de diferente origen geográfico, podrían responder a diferencias en la componente genética (no evaluada por estos autores) producto de colonizaciones desde distintas regiones de Sudamérica. Rondan Dueñas *et al*. (2009) postuló que el acervo genético actual de *Ae. aegypti* de la región noroeste del país sería el resultado de relictos poblacionales que subsistieron luego de la campaña de erradicación iniciada en la década de 1940, sumado a una nueva corriente colonizadora proveniente de Bolivia. Por otro lado, la similitud genética entre las poblaciones del noreste de Argentina, Sur de Brasil, Paraguay y Uruguay, sería un reflejo de los altos niveles de dispersión pasiva, producto de la actividad comercial terrestre que se mantiene entre las regiones. Sin embargo, cabe destacar que la población de *Ae. aegypti* proveniente de la provincia de Misiones mostró distintos valores de supervivencia de los estados inmaduros cuando fue criada en diferentes ambientes, tanto en Misiones (100 %) (Tejerina *et al*., 2009), como en Córdoba (86 %) (Grech et al., 2010). Si bien ambos trabajos fueron realizados en condiciones semicontroladas de laboratorio, estas diferencias podrían indicar, entre otros, variaciones en la condiciones de cría. Resultados obtenidos por Romeo Aznar *et al*. (2013) para Argentina sugieren la de presencia de plasticidad genética en *Ae. aegypti*, puesto en evidencia por diferentes performances halladas en mosquitos provenientes de laboratorio y de campo, indicando además la necesidad de tener en consideración dichas variaciones locales en el desarrollo de nuevos modelos.

Consideraciones finales

En la presente sección se abordó el conocimiento de aspectos ecológicos referidos a las especies de mosquitos cuyos sitios de cría son del tipo microambientes artificiales. En Argentina, el estudio de la ecología y biología de estas especies se ha incrementado, registrándose en la literatura numerosos trabajos destinados al estudio de los contenedores utilizados principalmente por *Ae. aegypti*, y por especies pertenecientes al complejo *Cx. pipiens*. Sin embargo, resta aún profundizar el estudio de las restantes especies, de las cuales en su mayoría existen registros sólo del tipo de recipiente utilizado como sitio de cría. Dichos trabajos fueron en su mayoría estudios del tipo observacional en las regiones centro y norte del país, que contemplaron los distintos tipos de contenedores utilizados como sitios de cría, las asociaciones entre la presencia y/o abundancia de especies con las características de los contenedores, y los patrones de distribución temporal y espacial. En menor medida, fueron realizados estudios experimentales enfocados en evaluar los efectos de la competencia larval bajo distintos contextos ecológicos, y los efectos de la temperatura y procedencia geográfica sobre los estadísticos vitales principalmente de estados inmaduros. El conocimiento generado sobre estos sistemas permite sentar líneas de base para futuros estudios ecológicos, en los que se profundice la componente experimental, y permitan obtener una visión más completa de los patrones observados y los posibles mecanismos involucrados. El uso de la teoría ecológica aplicada en mosquitos, permitirá mejorar nuestro conocimiento sobre estos sistemas, además de contribuir al conocimiento de las especies vectores en general. Asimismo, la realización de estudios experimentales es de importancia para continuar con el desarrollo de modelos que permitan inferir la ocurrencia de cambios en los tamaños poblacionales

de los vectores y su relación con el riesgo de transmisión de enfermedades. Estos modelos serán especialmente útiles en las regiones del país afectadas históricamente por la ocurrencia de brotes y epidemias. La información recabada es de utilidad no solo para comprender las condiciones ambientales que favorecen la proliferación de mosquitos en los ambientes urbanos, sino también para el diseño de planes más eficientes de prevención y control de vectores en las distintas regiones del país, en el marco de políticas públicas de salud, medio ambiente y educación.

Bibliografía

1. Abrams PA. 2009. When does greater mortality increase population size? The long history and diverse mechanisms underlying the hydra effect. Ecol Lett. 12: 462-474.
2. Almirón WR, Asis R. 2003. Índices de abundancia de larvas y pupas de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Córdoba. Rev Fac Ciencias Méd. 60: 37-41.
3. Almirón WR, Brewer ME. 1996a. Classification of immature stage habitats of Culicidae (Diptera) collected in Córdoba, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 91: 1-9.
4. Almirón WR, Brewer ME. 1996b. Winter biology of *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, (Diptera: Culicidae) from Córdoba, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 91: 649-654.
5. Almirón WR, Ludueña-Almeida FF. 1998. *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Córdoba, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 57: 27-28.
6. Almirón WR, Ludueña-Almeida FF, Domínguez MC. 1999. Preferencia de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) por sitios para oviposición con diferentes niveles de precolonización y exposición al sol. Rev Soc Entomol Argent. 58: 159-164.
7. Allgood DW, Yee DA. 2014. Influence of resource levels, organic compounds and laboratory colonization on interspecific competition between the Asian tiger mosquito *Aedes albopictus* (*Stegomyia albopicta*) and the southern house mosquito *Culex quinquefasciatus*. Med Vet Entomol. 28: 273-286.
8. Avilés G, Cecchini R, Harrington ME, Cichero J, Asís R, Ríos C. 1997. *Aedes aegypti* in Córdoba province, Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 13: 255-258.
9. Badano EI, Regidor HA. 2002. Selección de hábitat de oviposición en *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) mediante estímulos físicos. Ecol Austral. 12: 129-134.
10. Bar-Zeev M. 1958. The effect of temperature on the growth rate and survival of the immature stages of *Aedes aegypti.* Bull Entomol Res. 49: 157-163.
11. Bargielowski IE, Lounibos LP, Carrasquilla MC. 2013. Evolution of resistance to satyrization through reproductive character displacement in populations of invasive dengue vectors. Proc Natl Acad Sci USA. 110: 2888-2892.
12. Barrera R, Amador M, Clark GG. 2006. Ecological factors influencing *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) productivity in artificial containers in Salinas, Puerto Rico. J Med Entomol. 43: 484-492.
13. Batallán GP, Estallo EL, Flores FS, Sartor P, Contigiani MS, Almirón WR. 2015. St. Louis Encephalitis virus mosquito vectors dynamics in three different environments in relation to remotely sensed environmental conditions. Acta Trop. 146: 53-59.
14. Blaustein L, Blaustein J, Chase J. 2005. Chemical detection of the predator *Notonecta irrorata* by ovipositing *Culex* mosquitoes. J Vector Ecol. 30: 299-301.
15. Borda CE, Rea MFJ, Rosa JR, Mosqueda LA, Sario H. 1999. Vector de la fiebre amarilla urbana y el dengue en la ciudad de Corrientes, Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/cyt2000.htm.
16. Burroni N, Loetti V, Prunella P, Schweigmann N. 2013. Ovitraps placed in dwellings and on public paved areas for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) monitoring. Rev Colomb Entomol. 39: 56-60.
17. Byttebier B, De Majo MS, Fischer S. 2014. Hatching response of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) eggs at low temperatures: effects of hatching media and storage conditions. J Med Entomol. 51: 97-103.
18. Campos RE, Maciá A. 1996. Observaciones biológicas de una población natural de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 55: 67-72.
19. Carbajo AE, Curto SI, Schweigmann N. 2006. Spatial distribution pattern of oviposition in the mosquito *Aedes aegypti* in relation to urbanization in Buenos Aires: southern fringe bionomics of an introduced vector. Med Vet Entomol. 20: 209-218.
20. Carbajo AE, Gómez SM, Curto SI, Schweigmann N. 2004b. Variación espacio-temporal del riesgo de transmisión de dengue en la Ciudad de Buenos Aires. Medicina (B Aires). 64: 231-234.
21. Carbajo AE, Vezzani D, Curto SI. 2004a. Asociación entre los niveles de infestación del mosquito *Aedes aegypti* y las categorías de edificación según el código de planeamiento urbano en buenos aires. Disponible en: http://www.epidemiologia.anm.edu.ar/pdf/publicaciones_cie/2004/Asociacion_Niveles_Infeccion_Mosquito_2004.pdf
22. Cardo MV, Rosín P, Carbajo AE, Vezzani D. 2015. Artificial container mosquitoes and first record of *Aedes aegypti* in the islands of the Paraná Lower Delta, Argentina. J Asia Pac Entomol. 18: 727-733.
23. Cardo MV, Vezzani D, Rubio A, Carbajo AE. 2014. Integrating demographic and meteorological data in urban ecology: a case study of container-breeding mosquitoes in temperate Argentina. Area. 46: 18-26.
24. Carrington LB, Seifert SN, Willits NH, Lambrechts L, Scott TW. 2013. Large diurnal temperature fluctuations negatively influence *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) life-history traits. J Med Entomol. 50: 43-51.
25. Chadee DD, Corbet PS, Greenwood JJD. 1990. Egg-laying yellow fever mosquitoes avoid sites containing eggs laid by themselves or by conspecifics. Entomol Exp Appl. 57: 295-298.
26. Clements AN. 1992. The biology of mosquitoes. Vol. I. Development, nutrition and reproduction. London: Chapman & Hall Press.
27. Costa F, Fattore G, Abril M. 2012. Diversity of containers and buildings infested with *Aedes aegypti* in Puerto Iguazú, Argentina. Cad Saúde Pública. 28: 1802-1806.
28. Costanzo KS, Kesavaraju B, Juliano SA. 2005. Condition specific competition in container mosquitoes: the role of non-competing life-history stages. Ecology. 86: 3289-3295.
29. Darsie RF jr, Becnel JJ, Hazard EI, Garcia JJ. 1991. A record of mosquito species collected during a larval survey in Argentina and Uruguay (Diptera, Culicidae). Mosq Syst. 23: 50-52.
30. De Majo MS, Fischer S, Otero M, Schweigmann N. 2013. Effects of thermal heterogeneity and egg mortality on differences in the population dynamics of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) over short distances in temperate Argentina. J Med Entomol. 50: 543-551.
31. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Perotti MA, Berón CM. 2013. Geographical limits of the southeastern distribution of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) in Argentina. Plos Negl Trop Dis. 7: 1-7.
32. Diez F, Breser VJ, Quirán EM, Rossi GC. 2011. Nuevos registros de mosquitos (Diptera: Culicidae) en la provincia de La Pampa, Argentina. Rev Soc Entomol Argent. 70: 347-349.
33. Diez F, Breser VJ, Quirán EM, Rossi GC. 2014. Niveles de infestación y nuevos registros de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la provincia de La Pampa, Argentina. Rev Chilena Ent. 39: 23-28.
34. Domínguez MC, Ludueña-Almeida F, Almirón WR. 2000. Dinámica poblacional de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Córdoba Capital. Rev Soc Entomol Argent. 59: 41-50.
35. Eisen L, Moore CG. 2013. *Aedes (Stegomyia) aegypti* in the continental United States: a vector at the cool margin of its geographic range. J Med Entomol. 50: 467-478.
36. Estallo EL, Ludueña-Almeida FF, Introini MV, Zaidenberg M, Almirón WR. 2015. Weather variability associated with *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Dengue Vector) oviposition dynamics in northwestern Argentina. Plos One. 10: e0127820.
37. Estallo EL, Ludueña-Almeida FF, Visintin AM, Scavuzzo CM, Introini MV, Zaidenberg M, Almirón WR. 2011a. Prevention of dengue outbreaks through *Aedes aegypti* oviposition activity forecasting method. Vector Borne Zoonotic Dis. 11: 543-549.
38. Estallo EL, Ludueña-Almeida F, Scavuzzo CM, Zaidenberg M, Introini MV, Almirón WR. 2011b. Oviposición diaria de *Aedes aegypti* en Orán, Salta, Argentina. Rev Saúde Pública. 45: 977-980.
39. Estallo EL, Más G, Vergara-Cid C, Lanfri MA, Ludueña-Almeida F, Scavuzzo CM, Introini MV, Zaidenberg M, Almirón WR. 2013. Spatial patterns of high *Aedes aegypti* oviposition activity in northwestern

Argentina. Plos One. 8: e54167.
40. Fischer S, Alem IS, De Majo MS, Campos RE, Schweigmann N. 2011. Cold season mortality and hatching behavior of *Aedes aegypti* L. (Diptera: Culicidae) eggs in Buenos Aires City, Argentina. J Vector Ecol. 36: 94-99.
41. Fischer S, Marinone MC, Fontanarrosa MS, Nieves M, Schweigmann N. 2000. Urban rain pools: seasonal dynamics and entomofauna in a park of Buenos Aires. Hydrobiologia. 441: 45-53.
42. Fischer S, Schweigmann N. 2004. *Culex* mosquitoes in temporary urban rain pools: seasonal dynamics and relation to environmental variables. J Vector Ecol. 29: 365-373.
43. Fischer S, Schweigmann N. 2010. Seasonal occurrence of immature mosquitoes in swimming pools in Buenos Aires, Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 26: 95-98.
44. Forattini OP. 2002. Culicidologia Médica. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo Press.
45. Francia A, Maciá A. 2011. Efectos de la competencia larval en los mosquitos de contenedores artificiales, *Aedes aegypti* y *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) en condiciones semi-controladas. Rev Soc Entomol Argent. 70: 305-315.
46. García JJ, Micieli MV, Achinelly MF, Marti GA. 2002. Establecimiento de una población de *Aedes aegypti* L. en La Plata, Argentina. En: Fundación Mundo Sano, ed. Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina, Buenos Aires, Argentina. pp. 149-153.
47. Garelli FM, Espinosa MO, Weinberg D, Coto HD, Gaspe MS, Gürtler RE. 2009. Patterns of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) infestation and container productivity measured using pupal and *Stegomyia* indices in northern Argentina. J Med Entomol. 46: 1176-1186.
48. Gauto N, Marrero D, Bogado D, Kelm S, Tejerina F, Tartaglino L. 2015. Diversidad de mosquitos presentes en criaderos artificiales y caracterización de los criaderos más frecuentes para *Aedes (Stegomyia) aegypti* y *Culex quinquefasciatus* en el ámbito urbano de la ciudad de Posadas durante el mes de abril del 2014. IX Congreso Argentino de Entomología, Posadas, Argentina. p. 305.
49. Giménez JO, Fischer S, Zalazar L, Stein M. 2015. Cold season mortality under natural conditions and subsequent hatching response of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Diptera: Culicidae) eggs in a subtropical city of Argentina. J Med Entomol. 52: 879-885.
50. Grech MG. 2013. Bioecología de culícidos (Diptera) urbanos de importancia sanitaria de la ciudad de Córdoba, Córdoba (Argentina). Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba Argentina.
51. Grech MG, Ludueña-Almeida FF, Almirón WR. 2010. Bionomics of *Aedes aegypti* subpopulations (Diptera: Culicidae) from Argentina. J Vector Ecol. 35: 277-285.
52. Grech M, Sartor P, Almirón W, Ludueña-Almeida F. 2015. Effect of temperature on life history traits during immature development of *Aedes aegypti* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) from Córdoba city, Argentina. Acta Trop. 146: 1-6.
53. Grech M, Sartor P, Estallo E, Ludueña-Almeida F, Almirón W. 2013. Characterisation of *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) larval habitats at ground level and temporal fluctuations of larval abundance in Córdoba, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 108: 772-777.
54. Grech M, Visintin A, Laurito M, Estallo E, Lorenzo P, Roccia I, Korin M, Goya F, Ludueña-Almeida F, Almirón W. 2012. New records of mosquito species (Diptera: Culicidae) from Neuquén and La Rioja provinces, Argentina. Rev Saúde Pública. 46: 387-389.
55. Juliano SA. 2007. Population dynamics. J Am Mosq Control Assoc. 23: 265-275.
56. Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. Annu Rev Entomol. 54: 37-56.
57. Juliano SA, Ribeiro GS, Maciel-de-Freitas R, Castro MG, Codeço C, Lourenço-de-Oliveira R, Lounibos LP. 2014. She's a femme fatale: low-density larval development produces good disease vectors. Mem Inst Oswaldo Cruz. 109: 1070-1077.
58. Kaplan L, Kendell D, Robertson D, Livdahl T, Khatchikian C. 2010. *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* in Bermuda: extinction, invasion, invasion and extinction. Biol Invasions. 12: 3277-3288.
59. Lestani EA, Stein M, Liotta DJ, Martínez HV, Tonón SA. 2002. Estudio preliminar de diversidad de culicifauna en recipientes artificiales de la ciudad de Posadas, Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2002/06-Biologicas/B-063.pdf
60. Lizuain A, Santini MS, Schweigmann N. 2014. Culícidos en cubiertas de neumáticos en las provincias de Misiones y Corrientes y actualización sobre la distribución de *Aedes albopictus*. IX Jornadas Regionales de Mosquitos, Resistencia, Chaco, Argentina. p. 47.
61. Loetti V, Schweigmann N, Burroni N. 2011. Development rates, larval survivorship and wing length of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) at constant temperatures. J Nat Hist. 45: 2207-2217.
62. Maciá A. 2006. Differences in performance of *Aedes aegypti* larvae raised at different densities in tires and ovitraps under field conditions in Argentina. J Vector Ecol. 31: 371-377.
63. Maciá A. 2009. Effects of larval crowding on development time, survival and weight at metamorphosis in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 68: 107-114.
64. Marti GA, Micieli MV, Scorsetti AC, Liljesthröm G. 2004. Evaluation of *Mesocyclops annulatus* (Copepoda: Cyclopoidea) as a control agent of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 99: 535-540.
65. Merritt RW, Dadd RH, Walker ED. 1992. Feeding behavior, natural food, and nutritional relationships of larval mosquitoes. Annu Rev Entomol. 37: 379-376.
66. Micieli MV, Campos RE. 2003. Oviposition activity and seasonal pattern of a population of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) in subtropical Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 98: 659-663.
67. Micieli MV, García JJ, Achinelly MF, Martí GA. 2006. Dinámica poblacional de los estadios inmaduros del vector del dengue *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): un estudio longitudinal (1996-2000). Rev Biol Trop. 54: 979-983.
68. Micieli MV, Marti G, García JJ. 2002. Laboratory evaluation of *Mesocyclops annulatus* (Wierzejski, 1892) (Copepoda: Cyclopidea) as a predator of container-breeding mosquitoes in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 97: 835-838.
69. O'Meara GF, Evans LF Jr, Gettman AD, Cuda JP. 1995. Spread of *Aedes albopictus* and decline of *Ae. aegypti* (Diptera: Culicidae) in Florida. J Med Entomol. 32: 554-562.
70. Oria G, Oscherov E. 2002. Ecología de larvas de Culícidos (Díptera) en desagües pluviales de la ciudad de Corrientes, Argentina. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2002/06-Biologicas/B-060.pdf
71. Oria GI, Stein M, Gorodner JO. 2000. Ecoepidemiología urbana de formas inmaduras de mosquitos (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Resistencia. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2000/cyt.htm.
72. Otero M, Solari HG, Schweigmann N. 2006. A stochastic population dynamics model for *Aedes aegypti*: formulation and application to a city with temperate climate. Bull Math Biol. 68: 1945-1974.
73. Pires DA, Gleiser RM. 2010. Mosquito fauna inhabiting water bodies in the urban environment of Córdoba city, Argentina, following a St. Louis encephalitis outbreak. J Vector Ecol. 35: 401-409.
74. Ponnusamy L, Böröczky K, Wesson DM, Schal C, Apperson CS. 2011. Bacteria stimulate hatching of yellow fever mosquito eggs. Plos One. 6: e24409.
75. Ponnusamy L, Xu N, Nojima S, Wesson DM, Schal C, Apperson CS. 2008. Identification of bacteria and bacteria-associated chemical cues that mediate oviposition site preferences by *Aedes aegypti*. Proc Natl Acad Sci USA. 105: 9262-9267.
76. Reiskind MH, Wilson ML. 2004. *Culex restuans* (Diptera: Culicidae) oviposition behavior determined by larval habitat quality and quantity in southeastern Michigan. J Med Entomol. 41: 179-186.
77. Romeo Aznar V, Otero M, De Majo MS, Fischer S, Solari HG. 2013. Modeling the complex hatching and development of *Aedes aegypti* in temperate climate. Ecol Model. 253: 44-55.
78. Romeo Aznar V, De Majo MS, Fischer S, Francisco D, Natiello MA, Solari HG. 2015. A model for the development of *Aedes (Stegomyia) aegypti* as a function of the available food. J Theor Biol. 365: 311-324.
79. Rondán Dueñas JC, Panzetta-Dutari G, Gardenal CN. 2009. Two different routes of colonization of *Aedes aegypti* in Argentina from neighboring countries. J Med Entomol. 46: 1344-1354.
80. Rossi GC, Almirón WR. 2004. Clave ilustrada para la identificación de larvas de mosquitos de interés sanitario encontradas en criaderos artificiales en Argentina. Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, Argentina. 49 pp.
81. Rossi GC, Nelci TP, Krsticevic FJ. 1999. First record of *Aedes albopictus* (Skuse) from Argentina. J Am Mosq Contr Assoc. 15: 422.
82. Rossi GC, Lestani EA, D'Oria JM. 2006. Nuevos registros y distribución de mosquitos de la Argentina (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 65: 51-56.
83. Rubio A, Cardo MV, Carbajo AE, Vezzani D. 2013. Imperviousness as a predictor for infestation levels of container-breeding mosquitoes in a focus of Dengue and Saint Louis Encephalitis in Argentina. Acta Trop. 128: 680-685.
84. Rubio A, Cardo MV, Vezzani D. 2011. Tire-breeding mosquitoes of public health importance along an urbanisation gradient in Buenos Aires, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 678-684.
85. Rubio A, Vezzani D. 2011. Cubiertas de auto abandonadas como sitios de cría de *Culex eduardoi* (Diptera: Culicidae) en el Parque Provincial Pereyra Iraola, Provincia de Buenos Aires. Rev Soc Entomol Argent. 70: 119-122.
86. Rueda LM, Patel KJ, Axtell RC, Stinner RE. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 27: 892-898.
87. Schweigmann N, Vezzani D, Orellano P, Kuruc J, Boffi R. 2004. *Aedes*

albopictus in an area of Misiones, Argentina. Rev Saúde Pública. 38: 136-138.

88. Schweigmann N, Vezzani D, Vera T, Gómez S, Fernández Campón F, Cevasco C, Freire MG, Kuruc J, Ackermann G, Carbajo A, Bruzzone O, Boffi R, Abramo Orrego L. 1997. Infestación domiciliaria por formas inmaduras de *Aedes (Stegomyia) aegypti* L. en un foco del Partido de San Martín, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Entomol Vect. 4: 185-190.

89. Simoy MI, Simoy MV, Canziani GA. 2015. The effect of temperature on the population dynamics of *Aedes aegypti*. Ecol Model. 314: 100-110.

90. Skiff JJ, Yee DA. 2014. Behavioral differences among four co-occurring species of container mosquito larvae: effects of depth and resource environments. J Med Entomol. 51: 375-381.

91. Southwood TRE, Murdie G, Yasuno M, Tonn RJ, Reader PM. 1972. Studies on the life budget of *Aedes aegypti* in Wat Samphaya Bangkok Thailand. Bull World Health Organ. 46: 211-226.

92. Stein M, Almirón WR, Willener JA, Gorodner JO. 2005a. Criaderos de estados inmaduros de mosquitos (Diptera: Culicidae) colectados en la provincia del Chaco. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/com2005/index.htm.

93. Stein M, Ludueña-Almeida F, Willener JA, Almirón WR. 2011. Classification of immature mosquito species according to characteristics of the larval habitat in the subtropical province of Chaco, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 400-407.

94. Stein M, Oria GI. 2002. Identificación de criaderos de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) y cálculo de índices de infestación en la provincia del Chaco. En: Salomón OD (ed). Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina, Fundación Mundo Sano. Buenos Aires. p. 161-166.

95. Stein M, Oria GI, Almirón WR. 2002. Principales criaderos para *Aedes aegypti* y culícidos asociados, Argentina. Rev Saúde Pública. 36: 627-630.

96. Stein M, Oria GI, Almirón WR, Willener JA. 2005b. Fluctuación estacional de *Aedes aegypti* en Chaco, Argentina. Rev Saúde Pública. 39: 559-564.

97. Tejerina EF, Ludueña-Almeida FF, Almirón WR. 2009. Bionomics of *Aedes aegypti* subpopulations (Diptera: Culicidae) from Misiones Province, northeastern Argentina. Acta Trop. 109: 45-49.

98. Tranchida MC, Maciá A, Brusa F, Micieli MV, García JJ. 2009. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mos-quitoes (Diptera: Culicidae). Biol Control. 49: 270-276.

99. Vezzani D. 2007. Review: Artificial container-breeding mosquitoes and cemeteries: a perfect match. Trop Med Int Health. 12: 299-313.

100.Vezzani D, Albicócco AP. 2009. The effect of shade on the container index and pupal productivity of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* breeding in artificial containers. Med Vet Entomol. 23: 78-84.

101. Vezzani D, Carbajo AE. 2008. *Aedes aegypti, Aedes albopictus*, and dengue in Argentina: current knowledge and future directions. Mem Inst Oswaldo Cruz. 103: 66-74.

102. Vezzani D, Rubio A, Velázquez SM, Schweigmann N, Wiegand T. 2005. Detailed assessment of microhabitat suitability for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Buenos Aires, Argentina. Acta Trop. 95: 123-131.

103. Vezzani D, Schweigmann N. 2002. Suitability of containers from different sources as breeding sites of *Aedes aegypti* (L.) in a cemetery of Buenos Aires City, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 97: 789-792.

104. Vezzani D, Velázquez SM, Schweigmann N. 2004a. Containers of different capacity as breeding sites of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in the cemeteries of Buenos Aires, Argentina. Entomol Vect. 11: 305-316.

105. Vezzani D, Velázquez SM, Schweigmann N. 2004b. Seasonal pattern of abundance of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Buenos Aires City, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 99: 351-356.

106. Vezzani D, Velázquez SM, Soto S, Schweigmann NJ. 2001. Environmental characteristics of the cemeteries of Buenos Aires city (Argentina) and infestation levels of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). Mem Inst Oswaldo Cruz. 96: 467-471.

107. Washburn JO. 1995. Regulatory factors affecting larval mosquito populations in container and pool habitats: implications for biological control. J Am Mosq Control Assoc. 11: 279-283.

108. Yee DA, Kneitel JM, Juliano SA. 2010. Environmental correlates of abundances of mosquito species and stages in discarded vehicle tires. J Med Entomol. 47: 53-62.

109. Zanotti G, De Majo MS, Alem I, Schweigmann N, Campos RE, Fischer S. 2015. New records of *Aedes aegypti* at the southern limit of its distribution in Buenos Aires province, Argentina. J Vector Ecol. 40: 408-411.

110. Zapata L, Mari E, Stein M, Gorodner JO. 2002. Criaderos de *Aedes aegypti* y la culícido fauna asociada (Diptera: Culicidae) en la Ciudad de Corrientes. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de las Universidad Nacional del Nordeste. Disponible en:
http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2002/cyt.htm.

Foto: *Sabethes belisarioi*
Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 4

ECO-EPIDEMIOLOGÍA DE ENFERMEDADES TRANSMITIDAS POR MOSQUITOS

Coordinadores

Luis A. **Diaz** y Darío **Vezzani**

En la presente sección se desarrollan aspectos generales y epidemiológicos sobre los virus (capítulo 13) y parásitos (capítulos 14 y 15) de importancia sanitaria transmitidos por mosquitos en Argentina. Entre los primeros existen alrededor de 50 arbovirus reportados, incluyendo miembros de las familias *Asfarviridae*, *Bunyaviridae*, *Flaviviridae*, *Orthomyxoviridae*, *Rhabdoviridae*, *Reoviridae* y T*ogaviridae*. Algunos de estos son reconocidos como patógenos de gran importancia sanitaria, como por ejemplo el virus del dengue y el de la encefalitis de Saint Louis. Entre los parásitos, se destacan los organismos unicelulares del género *Plasmodium*, agente etiológico de la malaria, y los nematodos del género *Dirofilaria*, causantes de la dirofilariosis canina. Además, en el capítulo 16 se presentan conceptos generales sobre la confección de mapas de riesgo y se compila la información disponible para nuestro país sobre mapas de riesgo de dengue, malaria, dirofilariasis, chikungunya, y encefalitis de Saint Louis. Finalmente, en el capítulo 17 se aborda el uso de modelos matemáticos en investigaciones epidemiológicas de enfermedades transmitidas por mosquitos.

Arbovirus

Marta S. **Contigiani**[1]
Luis A. **Diaz**[1,2]
Lorena I. **Spinsanti**[1]
Laura B. **Tauro**[1]

[1] 1 Laboratorio de Arbovirus y Arenavirus, Instituto de Virología "Dr. Vanella", Facultad de Ciencias Médicas, Universidad Nacional de Córdoba (UNC). Córdoba, Córdoba.
[2]Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas (IIByT), Universidad Nacional de Córdoba - CONICET, Centro de Investigaciones Entomológicas de Córdoba (CIEC), FCEFyN. Córdoba, Córdoba.

martascontigia@hotmail.com
adrian.diaz@conicet.gov.ar
l_spinsanti@yahoo.com.ar
lauratauro@gmail.com

Los arbovirus representan un agrupamiento ecológico de diversos virus transmitidos por artrópodos. Hasta la fecha alrededor de 50 arbovirus patógenos para animales han sido reportados, incluyendo miembros de las familias *Asfarviridae*, *Bunyaviridae*, *Flaviviridae*, *Orthomyxoviridae*, *Rhabdoviridae*, *Reoviridae* y *Togaviridae*. Una amplia diversidad de artrópodos hematófagos (mosquitos, garrapatas, flebótomos, chinches) se encargan de su transmisión y mantenimiento. El vector adquiere el virus por vía oral mientras se alimenta de la sangre del vertebrado virémico, transmitiendo el virus a un nuevo hospedador por la misma vía (inoculando saliva infectada). Sin embargo, también existen vías de transmisión alternativas a la vectorial como la transmisión venérea (entre mosquitos machos y hembras durante la reproducción) y transovárica (de la hembra infectada a su progenie). Los arbovirus pueden ser amplificados por una amplia variedad de hospedadores incluyendo aves y algunos mamíferos (roedores, primates, equinos y otros). En dichos hospedadores pueden provocar diversas manifestaciones clínicas como fiebres, fiebres hemorrágicas, encefalitis, poliartritis, etc. Los seres humanos somos capaces de modificar nuestro entorno de acuerdo a nuestras necesidades, generando cambios en la composición de las comunidades de vectores y hospedadores, influyendo en la actividad de los arbovirus, resultando en la emergencia/reemergencia de estas virosis.

Introducción

El término arbovirus (ArBoViruses = arthropod-borne viruses) no representa una asociación filogenética de virus sino un agrupamiento ecológico basado en su transmisión vectorial por artrópodos. Un total de 50 arbovirus pertenecientes a las familias *Asfarviridae* (género *Asfivirus*: virus de la Fiebre Porcina Africana (FPAV) - transmitido por garrapatas), *Bunyaviridae* (Enfermedad Ovina de Nairobi, Fiebre Hemorrágica de Crimea-Congo (CCHFV), Fiebre del Valle del Rift (FVRV), La Crosse (LACV), Cache Valley (CVV), Aino, Akabane, Main Drain, Schmallenberg), *Flaviviridae* (género *Flavivirus*: Dengue (DENV), Encefalitis Japonesa (EJV), Encefalitis del Valle de Murray, Encefalitis de Saint Louis (SLEV), Usutu, Fiebre Amarilla (YFV),West Nile (WNV), *Orthomyxoviridae* (virus Thogoto), *Rhabdoviridae* (virus Fiebre Efímera Bovina, Estomatitis Vesicular, Coccal), *Reoviridae* (Enfermedad Equina Africana, Kasba, Lengua Azul, Enfermedad Hemorrágica del Venado, Ibaraki, Encefalitis Equina, Enfermedad Equina Peruana, Yunan) y *Togaviridae* (género *Alphavirus*: virus Chikungunya (CHIKV), Encefalitis Equina del Este (EEEV), Encefalitis Equina del Oeste (WEEV), Encefalitis Equina Venezolana (VEEV), Getah, Mayaro (MAYV), Middelburg, Sindbis y Semliki Forest) han sido identificados como patógenos para animales, incluyendo al humano (Hubálek *et al*., 2014). A excepción del género *Asfivirus* (FPAV), todos los arbovirus son virus de RNA envueltos.

Biología de la infección viral en el artrópodo vector

Una amplia variedad de artrópodos transmiten biológicamente a los arbovirus; jejénes (Ceratopogonidae), chinches de la cama (Cimicidae), mosquitos (Culicidae), flebótomos (Psychodidae, Phlebotominae) y garrapatas (Ixodidae, Argasidae). El vector adquiere la infección cuando se alimenta de un hospedador virémico conteniendo una carga viral suficientemente alta para generar una infección en el vector. Una vez en el intestino del artrópodo el virus infecta el epitelio intestinal y replica en las células epiteliales. Luego debe superar la barrera física de la lámina basal y dirigirse por medio de la hemolinfa a las glándulas salivales, donde se replica y acumula, transmitiéndose, hacia otros hospedadores mediante la inoculación de saliva infectada (Fig. 1) (Kenney y Brault, 2014).

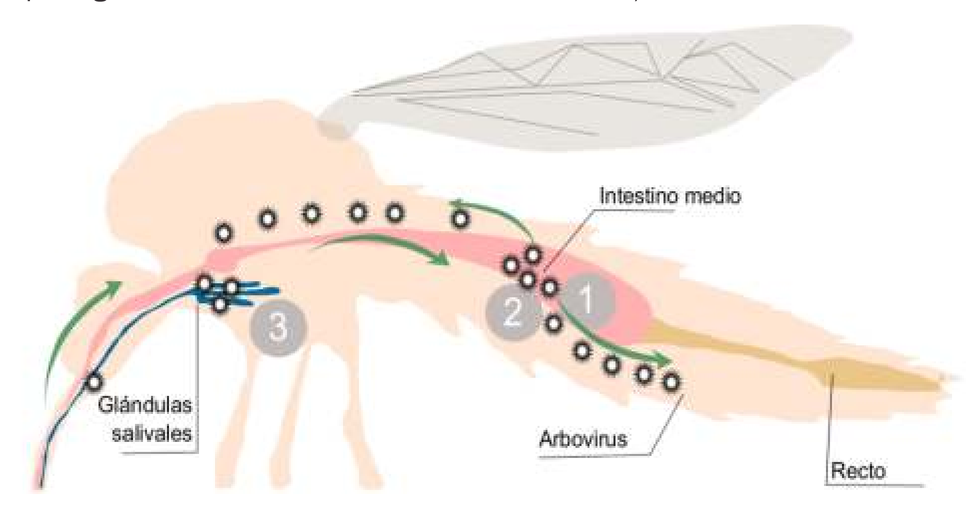


Figura 1: Proceso de infección por un arbovirus en el artrópodo vector. Los arbovirus ingresan al vector por vía oral durante el acto de alimentación. Las partículas virales incluidas en la sangre ingerida deben unirse a las células del epitelio intestinal (1: barrera de infección del intestino). Una vez infectadas, el virus replica y debe escapar del intestino atravesando la lámina basal (2: barrera de escape del intestino). Una vez fuera del tubo digestivo, las partículas virales se dispersan por todo el organismo. Para poder completar el ciclo, las partículas virales deben infectar las glándulas salivales (3) y así poder ser transmitidos vectorialmente en el próximo acto de alimentación.

El tiempo comprendido entre la infección del vector y la transmisión del virus se denomina Período de Incubación Extrínseco (PIE) y está altamente influenciado por la temperatura (mayor temperatura menor PIE). Debido a la presencia de barreras físicas y fisiológicas en el vector, no todas las partículas virales que ingresan en el mosquito alcanzan las glándulas salivales, por eso se requiere de un número mínimo de partículas virales para que la infección sea productiva y efectiva. Esta carga viral mínima se conoce como Umbral Mínimo de Infección (UMI). Se asume que altas viremias en hospedadores están asociadas con altos UMI en el vector y viceversa. La capacidad intrínseca de replicar y transmitir un arbovirus se conoce como Competencia Vectorial y está genéticamente determinada. Por otro lado, cuando consideramos aspectos biológicos, fisiológicos y comportamentales que influyen en la dinámica poblacional del vector nos referimos a la Capacidad Vectorial (CV) (Higgs y Beatty, 2005). La CV puede definirse y cuantificarse como el número promedio de picaduras potencialmente infectivas realizadas por todos los vectores sobre un hospedador determinado en un día. Básicamente, la CV es el producto de tres componentes: alimentación, tasa de supervivencia y duración del PIE. Por lo tanto, la CV es un proceso dinámico y fluctuante que se puede estimar para un contexto particular definido por una población particular en un tiempo determinado.

Infección por arbovirus en el hospedador

Los hospedadores amplificadores son los responsables de desarrollar viremias suficientemente elevadas (superiores al UMI) para infectar a los vectores. Aves y roedores suelen ser los vertebrados frecuentemente empleados por una amplia variedad de arbovirus pertenecientes a los géneros *Flavivirus* (EJV, SLEV, WNV) (McLean y Bowen, 1980; McLean *et al*., 2001; Komar *et al*., 1999, 2003; Hassan *et al*.,

2003; Reisen *et al*., 2003) y *Alphavirus* (WEEV, EEEV, VEEV, Mayaro) (Barret y Monath, 2003; Weaver *et al*., 2004b), respectivamente. Se cree que aves y roedores son empleados con frecuencia como hospedadores amplificadores por poseer ciclos de vida cortos y tasas de fertilidad elevadas, asegurando nuevas generaciones de susceptibles disponibles a la infección viral anualmente. De esta manera, la transmisión viral no será interrumpida por acumulación de individuos seropositivos (inmunes a una segunda infección por el arbovirus) (Karabatsos, 1985).

Para la mayoría de arbovirus, el ser humano es considerado hospedador final, en el cual el virus no amplifica de manera suficiente para escapar a través de la picadura del vector. Por lo tanto, los humanos no son necesarios para el mantenimiento viral y representa un accidente en la transmisión biológica del virus. Sin embargo, existen excepciones como CHIKV, DENV y YFV para quienes el humano representa un hospedador amplificador (Morris, 1988; Scott, 1988; Reisen y Monath, 1989).

Los arbovirus provocan, en general, en el hospedador (amplificador y terminal) una infección aguda autolimitada por el hospedador, donde luego de un período determinado de viremia la respuesta inmune del hospedador se activa y limpia la infección viral mediante la producción de anticuerpos neutralizantes. La mayoría de las infecciones son asintomáticas pero algunas pueden provocar signos clínicos leves (fiebre, mialgias) y severos (encefalitis -SLEV, WNV-, abortos, hemorragias -YFV, DENV, CCHFV-, poliartritis -DENV, CHIKV-) (Solomon y Mallewa, 2001; Labuda y Nutall, 2004; Maclachlan, 2011; Turtle *et al*., 2012; Oncü, 2013; Wernike *et al*., 2014).

La vieja afirmación de que un buen hospedador amplificador no debe ser afectado por la infección del arbovirus no es completamente cierta. Los córvidos (*Corvus brachyrhynchos* Brehm) amplifican el WNV pero son altamente susceptibles provocando afección del sistema nervioso y muerte. Durante la fase aguda el ave pierde sus comportamientos anti mosquitos aumentando la probabilidad de contacto vector-hospedador. Antes de morir, los córvidos producen cargas virales muy elevadas que infectan a un número importante de mosquitos *Culex* spp. vectores (Reisen *et al*., 2006). El virus Rift Valley, produce alta mortalidad en terneros y los VEEV producen enfermedad y muerte en equinos, en ambos casos considerados buenos amplificadores del virus respectivo (Weaver *et al*., 2004b; Antonis *et al*., 2013).

Hibernación

Los arbovirus son principalmente mantenidos por la transmisión vectorial entre hospedadores y vectores. En áreas templadas, las abundancias de vectores disminuyen drásticamente en la época invernal, poniendo en peligro la supervivencia de los arbovirus. Sin embargo, en ciertas regiones templadas se ha observado que los arbovirus permanecen estables en estas áreas indicando la existencia de mecanismos de hibernación. Se han postulado varias estrategias de hibernación utilizadas por diversos arbovirus: transmisión transovárica y venérea con la consiguiente perpetuación viral en la población del vector, transmisión vectorial por medio de vectores alternativos como garrapatas con estabilidad poblacional en el invierno, reintroducción anual mediante aves/murciélagos y permanencia viral en mosquitos hembras no diapausantes infectadas (White *et al*., 2005; Brown *et al*., 2010).

Diagnóstico

Para un correcto diagnóstico de un caso sospechoso de infección por arbovirus (síndrome febril indiferenciado, afección neurológica, fiebre hemorrágica, malformaciones congénitas, abortos) es esencial conocer la situación epidemiológica de la región y ser muy estrictos con los criterios diagnósticos con el fin de identificar específicamente el agente etiológico de la infección/enfermedad (Adamo y Contigiani, 2013). El diagnóstico diferencial debe realizarse incluyendo los arbovirus y otros agentes patógenos (virus, bacterias, parásitos) que circulen en la misma región y produzcan síntomas clínicos similares.

El diagnóstico etiológico se puede realizar mediante aislamiento viral, detección de genoma viral, detección de antígenos proteicos y serología. Los primeros tres métodos se utilizan cuando se dispone de muestras del período agudo de la infección (presencia de síntomas) (Fig. 2). Por el otro lado, las técnicas de detección serológica se emplean en muestras obtenidas durante el período convaleciente. Las muestras humanas más apropiadas para aislamiento viral son el líquido cefalorraquídeo, sangre, suero o plasma, obtenidas los primeros días después del inicio de los síntomas. Las muestras deben

ser tomadas en condiciones asépticas y mantenidas en refrigeración. El aislamiento se puede realizar en sistemas *in vivo* (ratones albinos suizos lactantes) o *in vitro* (líneas celulares susceptibles: VERO, C6/36, BHK-21). La identificación viral posterior se puede realizar mediante técnicas clásicas como Neutralización, Inhibición de la Hemoaglutinación, Inmunofluorescencia y ELISA (ensayo por inmunoabsorción ligado a enzimas) (Adamo *et al*., 2013). La amplificación genómica del virus puede realizarse mediante RT-PCR cualitativa (reacción en cadena de la polimerasa con transcriptasa inversa) y qRT-PCR (PCR en tiempo real cuantitativa) y su posterior caracterización genética mediante secuenciación. Los métodos de metagenómica recientemente desarrollados (454, Solexa, Ion Torrent, Solid) permiten la secuenciación del genoma viral completo en cortos períodos de tiempo (Gallego y Re, 2013).

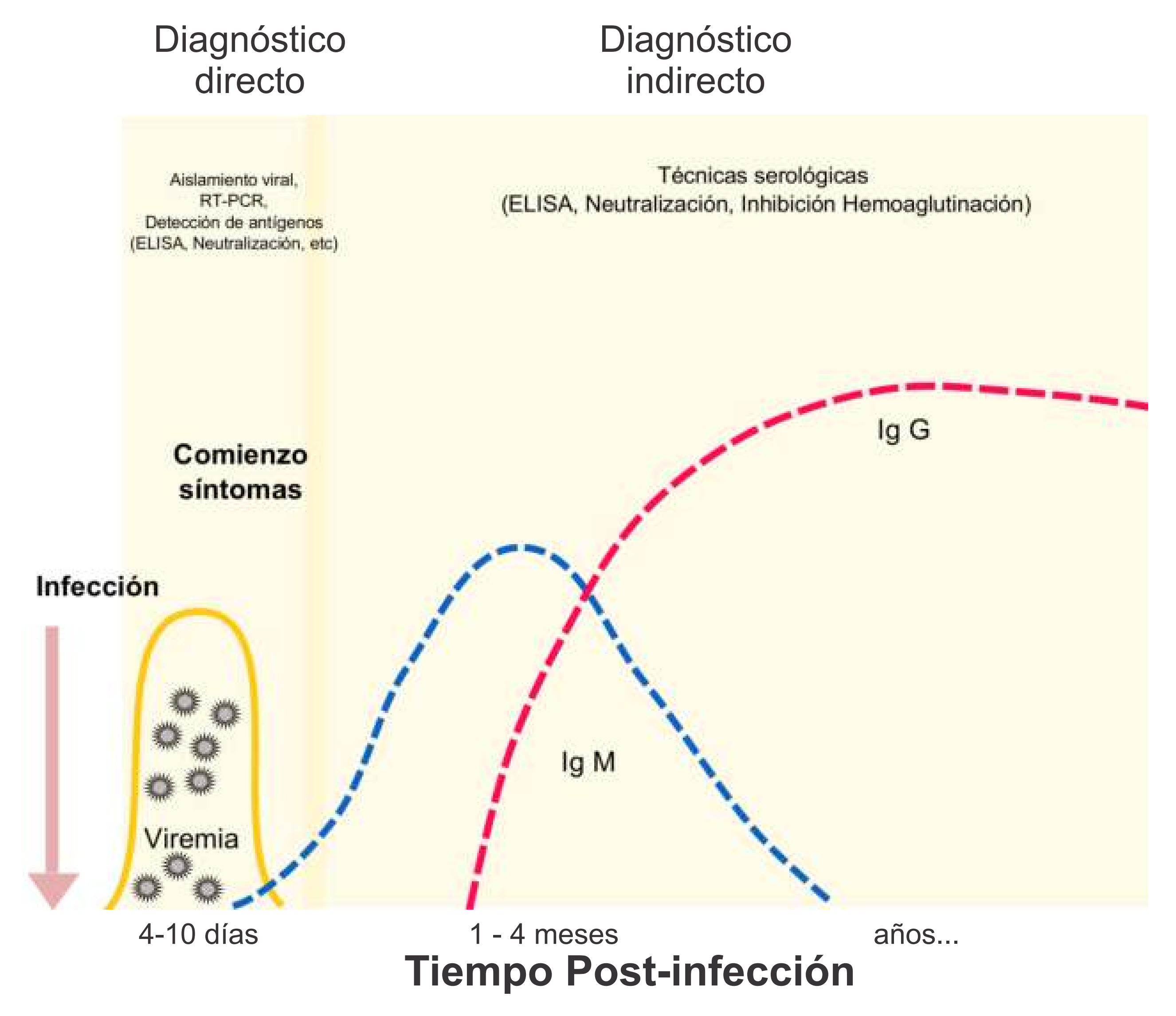


Figura 2: Dinámica temporal de la replicación viral y respuesta inmune humoral durante la infección por un arbovirus en el hospedador vertebrado. Los períodos señalados pueden variar entre virus, por lo que se presenta en la figura rangos generalizados.

Para una rápida detección de una infección reciente o aguda se utiliza la técnica de enzimoinmunoensayo de captura de IgM (MAC- ELISA). El método serológico de mayor especificidad empleado en el diagnóstico de infecciones por arbovirus (la técnica *gold standard*) es la Neutralización, la cual detecta anticuerpos neutralizantes. Para obtener un diagnóstico serológico confirmatorio es necesario contar con dos muestras pareadas de un mismo paciente obtenidas con una diferencia al menos de 15 días. La primera muestra obtenida en el período agudo y la segunda durante el período convaleciente (Fig. 2). En

estas muestras se busca detectar seroconversión o el aumento significativo en la concentración de anticuerpos (cuatro veces o más entre muestras) (Nisalak, 2015).

Los arbovirus patógenos de importancia en salud humana y veterinaria deben ser continuamente controlados mediante un sistema de vigilancia activa que incluya vigilancia serológica y virológica (detección de anticuerpos y/o del agente viral en hospedadores y animales centinelas), vigilancia clínico-epidemiológica (mediante el registro de toda enfermedad sospechosa de ser producida por un arbovirus) y vigilancia entomológica (recolección de mosquitos, determinación taxonómica, e identificación del agente viral mediante RT-PCR y/o aislamiento viral).

Emergencia de las infecciones por arbovirus

Las enfermedades por arbovirus están emergiendo/reemergiendo a nivel mundial. CHIKV, DENV, YFV, SLEV y WNV son algunos ejemplos de este fenómeno. La mayoría de los arbovirus permanecen silenciosos en sus ciclos de mantenimiento silvestres, sin generar mayores inconvenientes sanitarios a las poblaciones humanas. En la actualidad, varios ejemplos muestran la capacidad de los arbovirus de ingresar a los ecosistemas urbanos y generar epidemias en humanos y animales domésticos.Varios son los factores que propician esta emergencia, entre los que podemos mencionar cambios ambientales antrópicos, cambios climáticos, expansión de las poblaciones humanas a zonas silvestres que afectan a las poblaciones de vectores y hospedadores, movimientos humanos mediante transporte aéreo, tráfico de animales y mutaciones genéticas (Vasconcelos *et al*., 2001; Weaver y Barret, 2004; Weaver y Reisen, 2010; Coffey *et al*., 2013).

La población humana se encuentra en un proceso de expansión global construyendo viviendas y asentamientos. En la mayoría de los países en vías de desarrollo, esa expansión se realiza sin una planificación urbana y ambiental. Por ejemplo, nuevos asentamientos periurbanos no poseen servicios de agua potable y la gente genera reservorios de agua que son utilizados como sitios de cría para mosquitos *Aedes* (*Stegomyia*) *aegytpi* y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus*, vectores de DENV, YFV y CHIKV, aumentando los riesgos de epidemias urbanas por estos arbovirus (Kuno, 1995).

El tráfico aéreo aumentó 136 veces entre 1950 y 2007. Esta enorme masa de viajeros y tráfico de animales asociado promueve el movimiento de potenciales vectores y hospedadores de arbovirus, incrementando las chances de introducción viral a nuevas regiones geográficas (Tatem *et al*., 2006). Endémico para Asia y África hasta el 2004, el CHIKV ingresó al continente europeo y americano gracias al movimiento de viajeros y turistas. Los seres humanos son hospedadores amplificadores de este virus que actúan como dispersores y permiten la introducción y establecimiento de este virus en áreas con presencia de sus vectores *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* (Weaver y Forrester, 2014).

Gracias a la evolución biológica y el desarrollo sociocultural, los seres humanos modificamos nuestro ambiente de acuerdo a nuestras necesidades. Por ejemplo, la deforestación se realiza para generar áreas dedicadas a la agricultura y ganadería. Estas actividades antrópicas promueven grandes cambios en las poblaciones de vectores y hospedadores, generando la emergencia de arbovirus. La encefalitis japonesa, provocada por el virus homónimo, es original de Malasia y se dispersó rápidamente hacia otros países asiáticos. Esta expansión está íntimamente relacionada con el aumento de la población humana, los campos dedicados al cultivo de arroz y cría de cerdos (Le Flohic *et al*., 2013). La frecuencia de casos de poliartritis en humanos por MAYV (alfavirus) se debe al incremento de las actividades humanas en las áreas de la amazonia (Muñoz y Navarro, 2012). Así mismo, los casos de fiebre por virus Oropouche (OROV) (orthobunyavirus) están asociados a procesos de urbanización de áreas selváticas en Brasil.

Excepto los asfivirus, todos los arbovirus conocidos son virus RNA. Por lo tanto, tienen la capacidad intrínseca de mutar a altas tasas y adaptarse rápidamente a nuevos contextos biológicos y adquirir características biológicas nuevas. De esta manera, pueden "saltar de especie" de hospedador y vector o ser más virulentos/patógenos para humanos (Weaver y Barret, 2004). Por ejemplo, una cepa particular de CHIKV se adaptó a la transmisión vectorial por *Ae. albopictus* gracias a una mutación en la proteína de envoltura, permitiendo su establecimiento en nuevas áreas geográficas de Europa con presencia de este mosquito y en ausencia de *Ae. aegypti* (Weaver y Forrester, 2015). Las cepas epizoóticas del VEEV que producen encefalitis en equinos y humanos emergen de subtipos enzoóticos que mutan naturalmente (Weaver *et al*., 2004a).

El proceso de emergencia en los arbovirus es un evento multicausal donde varios factores operan para el aumento de la actividad del patógeno. Por ejemplo, el SLEV emergió como patógeno humano en América del Sur, afectando la región central de Argen-

tina y sur de Brasil. Los estudios permitieron concluir que la introducción de una nueva cepa con mayor virulencia amplificó de manera extraordinaria gracias al incremento de las poblaciones de vectores *Culex quinquefasciatus* y *Culex interfor* y a la disponibilidad de hospedadores amplificadores, como la paloma *Zenaida auriculata* (Des Murs) (Diaz *et al*., 2008 b; 2011; 2012).

Aspectos ecoepidemiológicos de arbovirus de importancia local y regional

Familia *Togaviridae*
Género *Alphavirus*

El género *Alphavirus* (familia *Togaviridae*) son arbovirus asociados principalmente a mosquitos, aunque algunos han sido aislados ocasionalmente de otros artrópodos (ácaros). Un número importante de especies virales son patógenas para humanos y/o animales domésticos, provocando de acuerdo a la especie viral, diferentes síndromes clínicos, que se manifiestan desde infecciones febriles indiferenciadas hasta artritis, siendo la encefalitis una de las manifestaciones más severa (Hubálek *et al*., 2014).

Dependiendo del área geográfica donde fueron aislados por primera vez, se los clasifica frecuentemente en alfavirus del Nuevo Mundo o del Viejo Mundo. Los del Nuevo Mundo, que principalmente causan encefalitis en humanos y equinos incluyen entre otros, a los EEEV, WEEV y VEEV; la excepción es el MAYV, asociado a enfermedad febril con rash y artralgias en humanos (similar al cuadro clínico por DENV y CHIKV). Los alfavirus del Viejo Mundo, en general se los asocia a síndrome febril con erupción y artralgia en humanos que raramente causa la muerte, como por ejemplo CHIKV, virus O'Nyong Nyong (ONNV), virus Ross River (RRV), virus Getah (GETV), virus Middelburg (MIDV), virus Semliki Forest (SFV) y virus Sindbis (SINV). Sin embargo, los virus GETV, MIDV, SFV y SINV pueden provocar síndromes neurológicos en equinos (Griffin, 2007).

Virus Encefalitis Equina del Este (EEEV)

El EEEV, altamente patógeno para humanos y equinos, tiene una amplia distribución en América. Ha sido detectado a lo largo de la costa este de Canadá y Estados Unidos, golfo de México, América Central, islas del Caribe, y América del Sur (Go *et al*., 2014). Históricamente han ocurrido en forma intermitente epizoótias equinas y epidemias humanas; observándose en la última década un incremento en la detección del virus y amplitud del área geográfica hacia estados del noreste en EE.UU. (New Hampshire, Vermont, Maine entre otros) y Canadá. Si bien en EE.UU. los casos humanos no son frecuentes, ya que la circulación ocurre principalmente en áreas escasamente pobladas, el promedio de casos anuales es de alrededor de cinco con un rango de 0 a 15 casos. En el 2010 fue detectado un brote humano simultáneo por EEEV y VEEV en Panamá (Zacks y Paessler, 2010; Carrera *et al*., 2013).

En América del Sur el EEEV fue aislado por primera vez de equinos en Argentina durante un brote ocurrido en 1936. Ha causado epizootias esporádicas, de diferente magnitud, afectando algunas de ellas miles de equinos de Argentina, Brasil, Venezuela y Colombia (Scott y Weaver, 1989; Sabattini *et al*., 1998; de Novaes Oliveira *et al*., 2014). En Argentina, el último brote registrado en equinos fue en el año 1988. En Brasil, después de alrededor de 24 años sin notificación de aislamientos de equinos en el 2009 fueron aisladas cepas de caballos con síndrome neurológico. En Argentina y Brasil, durante las epizoótias, hubo evidencias serológicas de infección en humanos con altas seroprevalencias, y a pesar de la realización de una activa vigilancia, no hubo registros de casos de encefalitis. Hasta la fecha sólo se han notificado uno en Brasil en el año 1956 y dos en Trinidad en el año 1970 (Sabattini *et al*., 1998).

En América del Norte, el virus circula en forma permanente en focos naturales entre aves (*Passer domesticus* Linneo, *Nyctanassa violacea* Linneo) y mosquitos ornitófilos (*Culiseta melanura* (Coquillett)) que crían en pantanos de agua dulce. En condiciones ecológicas que favorecen la proliferación de mosquitos puede ocurrir la transmisión epidémica a humanos y animales domésticos. Diferentes especies de mosquitos (*Aedes sollicitans* (Walker), *Culex salinarius* (Coquillett), *Aedes canadensis* (Theobald), entre otros) con preferencia por una amplia variedad de hospedadores estarían involucradas como vectores puente en el inicio de las epidemias/epizootias (Fig. 3). En el norte de EE.UU., los casos humanos y equinos son estacionales, ocurren entre fines del verano y otoño; mientras que en la región sureste pueden ocurrir durante todo el año (Weaver *et al*., 2012; Go *et al*., 2014). El mecanismo de mantenimiento del EEEV en climas templados no es bien conocido. En regiones tropicales del Caribe, América Central y del Sur la transmisión probablemente ocurra continuamente y diferentes especies de mosquitos estarían involucradas como vectores de los ciclos enzoóticos. Especies de mos-

quitos *Culex* del subgénero *Melanoconion*, a partir de los cuales se realizaron múltiples aislamientos, han sido implicados como vectores enzoóticos en América Central y América del Sur. Estudios de prevalencia de anticuerpos indican que pequeños mamíferos y aves actuarían como hospedadores. Además, se han encontrado murciélagos y marsupiales infectados con este virus, como así también, pero con menor frecuencia, reptiles y anfibios. En Brasil el virus fue aislado de monos, gallinas, hamsters centinelas, aves y mosquitos (*Culex* spp., *Aedes taeniorhynchus* (*Wiedemann*)) y caballos enfermos (de Novaes Oliveira *et al*., 2014). En Argentina, no se ha podido determinar el vector y hospedador que intervienen en el ciclo natural.

Este virus en EE.UU. es considerado el más patógeno de los alfavirus que provocan encefalitis en humanos con un porcentaje de mortalidad entre el 30 al 40 %. El grupo etario menor a 10 años es el más susceptible a desarrollar encefalitis y la mortalidad es mayor en este grupo y en adultos mayores. Secuelas que incluyen parálisis, retardo mental entre otras, se registra en el 35 % al 80 % de los sobrevivientes, particularmente en niños. En equinos, el EEEV causa encefalitis cuyos signos son depresión, incoordinación progresiva, parálisis y postración. El porcentaje de mortalidad es del 80 % a 90 %. En Estados Unidos se ha registrado enfermedad en faisanes, pavos, como así también perros y cerdos y recientemente en el ciervo silvestre *Odocoileus virginianus* Zimmermann. Las aves en general no enferman aunque desarrollan elevadas viremias (Go *et al*., 2014).

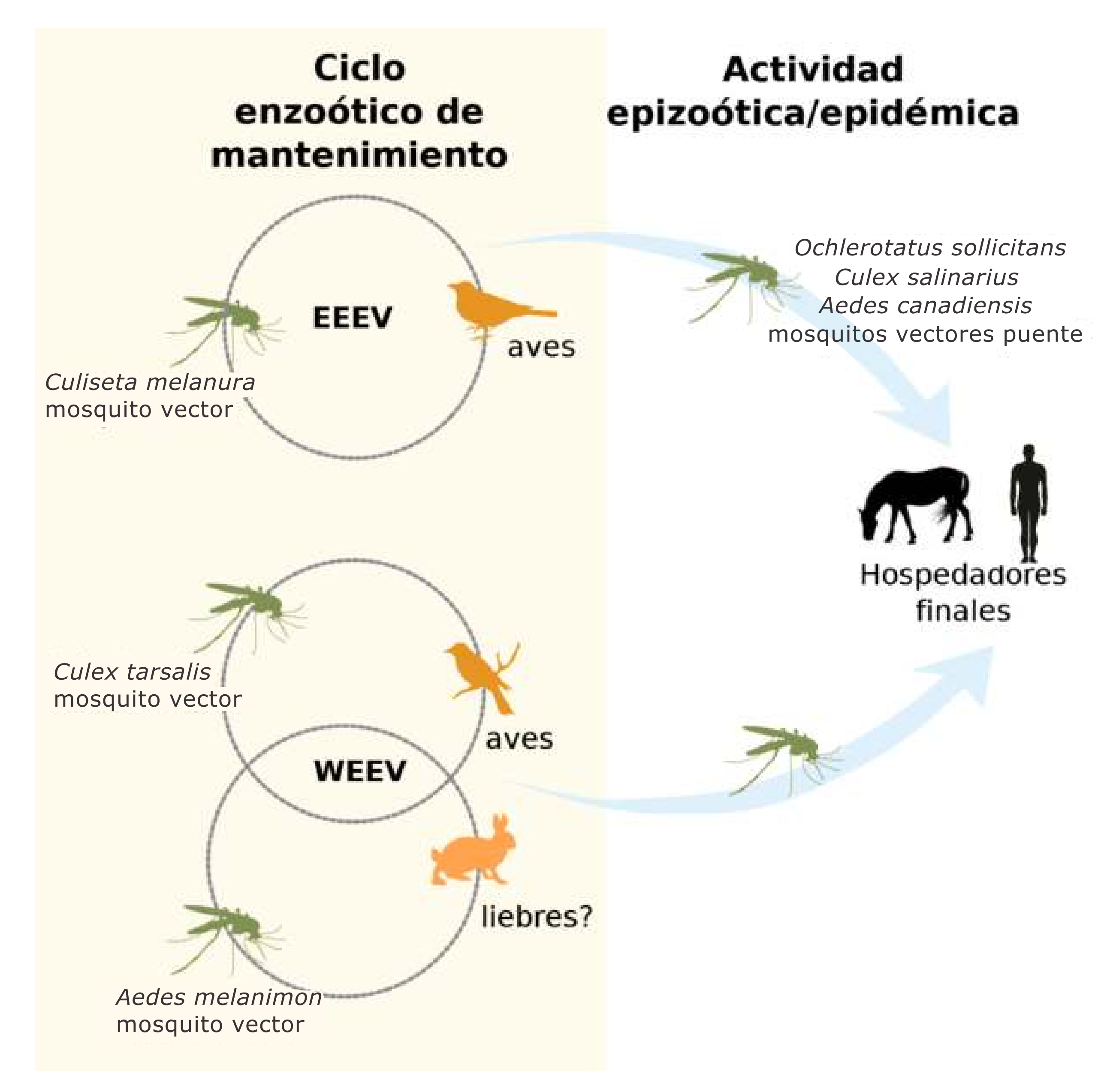


Figura 3: Ciclos de mantenimiento de los virus *Encefalitis Equina del Este* y *Encefalitis Equina del Oeste*.

Virus Encefalitis Equina del Oeste (WEEV)

El WEEV integra un complejo antigénico constituido por seis especies virales. Circula desde el círculo Ártico hasta Argentina, siendo WEEV el único virus del complejo que causa enfermedad en humanos. Para esta especie viral se han reconocido subtipos virales epizoóticos (aislados de caballos enfermos y humanos) y enzoóticos (aquellos aislados de mosquitos durante períodos sin registro de epizootias). En América, además de WEEV circulan los virus Aura, Highlands J (HJV) y Fort Morgan (FMV), integrantes del complejo WEEV. EL virus Sindbis es un virus del Viejo mundo que pudo "por eventos de recombinación con EEEV" dar origen a los virus HJ, FM y WEE (Zacks y Paessler, 2010; Go *et al*., 2014).

En el oeste de EE.UU., el ciclo de transmisión de WEEV, involucra a mosquitos *Culex tarsalis* Coquillett como vector enzoótico y epizoótico/epidémico y aves paseriformes (principalmente el gorrión *P. domesticus*) como hospedador amplificador primario (Fig. 3). Los hospedadores amplificadores secundarios, de los que se alimenta frecuentemente *Cx. tarsalis*, incluyen otras aves paseriformes, pollos y posiblemente faisanes. Un ciclo de transmisión secundario al iniciado entre *Cx. tarsalis*-aves puede ocurrir entre *Aedes* (*Ochlerotatus*) *melanimon* Dyar y liebres, las que desarrollan una infección no fatal con viremia prolongada. Los humanos, equinos y otros mamíferos son hospedadores accidentales del virus. Si bien *Cx. tarsalis* es primariamente un vector ornitófilo durante la primavera-verano, muestra cambios alimenticios a mediados del verano, incrementando su alimentación sobre mamíferos. Coincidiendo el pico de casos de encefalitis en equinos y humanos con el pico de alimentación sobre mamíferos (Go *et al*., 2014).

En algunas regiones de América del Sur, la mayoría de los mosquitos de los cuales se aisló este virus, se alimentan principalmente sobre mamíferos y es común detectar anticuerpos para este virus en pequeños mamíferos incluyendo ratas y conejos; mientras que en otras áreas se detecta con mayor frecuencia anticuerpos en aves. El mecanismo de hibernación del virus no es conocido hasta el presente. En la zona templada de Argentina, se registraron importantes epizootias equinas a partir de principios de 1900, coincidentes con las ocurridas por EEEV. Las mismas se sucedieron cada 5 a 10 años con una morbilidad entre el 1 % al 40 % entre las distintas epizootias. El brote ocurrido durante el verano de 1988-89 es el último registrado. Durante la epizootia del año 1982-83, se aislaron por primera vez cepas epizoóticas a partir de mosquitos *Aedes* (*Ochlerotatus*) *albifasciatus*, *Mansonia* spp., *Anopheles albitarsis* y *Psorophora pallescens.* En los años que precedieron esta epizootia, se aislaron cepas enzoóticas de mosquitos *Culex* (*Melanoconion*) *ocossa*, que infectan pero no enferman a equinos y que constituye un subtipo diferente de WEEV (Sabattini *et al*., 1998). El ciclo natural de este subtipo probablemente ocurra entre *Cx. ocossa* y roedores cricétidos en los cuales se detectó presencia de anticuerpos (Bianchi *et al*., 1997). Para las cepas epizoóticas de Argentina se pueden asumir que existen dos ciclos. Uno que se podría denominar primario o de mantenimiento del cual se desconocen sus componentes y que se correspondería al demostrado en EE.UU. entre *Cx. tarsalis* y gorriones (*P. domesticus*). El otro sería el ciclo amplificador entre *Ae. albifasciatus* y mamíferos de la familias *Cavidae y Leporidae* u otros mamíferos. En este ciclo las aves parecerían no intervenir ya que se ha detectado una escasa prevalencia de infección (Sabattini *et al*., 1998). Los caballos inoculados experimentalmente demostraron ser fuente de virus y por lo tanto pueden contribuir a amplificar la circulación viral (Bianchi *et al*., 1993). Simultáneamente a los brotes epizoóticos ocurridos en Argentina, se notificaron epizootias por este virus en Brasil y Paraguay. Este virus provoca enfermedad menos severa que el EEEV (Steele y Twenhafel, 2010).

Las medidas preventivas para los alfavirus causales de encefalitis deben incluir, en los países donde hay circulación endémica o en el caso de traslados de animales a lugares endémicos, el uso de vacunas. Las vacunas disponibles son de dos tipos: vacunas a virus atenuados y vacunas a virus inactivado. Existen vacunas comerciales para los tres virus causantes de encefalitis en equinos (Go *et al*., 2014). En Argentina la Secretaría Nacional de Agricultura y Sanidad Animal (SENASA) ha declarado obligatoria la vacunación de equinos contra estos virus, previo a un traslado o movimiento. En el país se elaboran vacunas a virus inactivado de uso veterinario que contiene ambos virus (EEEV, WEEV). En EE.UU. se prepara una vacuna similar para uso veterinario y para personal de laboratorio. Argentina, se encuentra libre de VEEV epizoótico, por lo que no se permite el uso de vacunas contra este virus, ya que se considera que puede ser la causa de su posible introducción.

Virus Encefalitis Equina Venezolana (VEEV)

El complejo VEEV agrupa especies virales, por semejanzas en las características epidemiológicas y de patogenicidad en equinos, en seis subtipos (I al VI). Estos se encuentran distribuidos a lo largo de las regiones tropicales y subtropicales de América. Epidemiológicamente se clasifican en virus enzoó-

ticos y epidémicos/epizoóticos (Weaver y Reisen, 2010; Hubálek *et al*., 2014). Los subtipos enzoóticos han sido aislados regularmente de zonas tropicales y subtropicales y pantanos en Florida (EE.UU.), México, América Central y del Sur. Realizan su ciclo biológico en nichos silvestres entre especies vectoras de *Culex* del subgénero *Melanoconion* y pequeños roedores como reservorios. Contrariamente, los virus epidémicos/epizoóticos emergen periódicamente causando brotes graves en equinos, con altas tasas de morbi-mortalidad. Para estos virus los vectores involucrados son mosquitos de los géneros *Aedes* y *Psorophora* y los equinos pueden actuar como hospedadores amplificadores, desarrollando elevados títulos de virus en sangre (viremia). Los humanos, durante los ciclos endémicos y epizoóticos, pueden sufrir enfermedad febril y neurológica severa con riesgo para la vida (Weaver *et al*., 2004) (Fig. 4). Debido a la elevada capacidad de estas cepas de infectar por aerosoles son consideradas potenciales agentes biológicos a ser usados en guerras y terrorismo (Hawley y Eitzen, 2001).

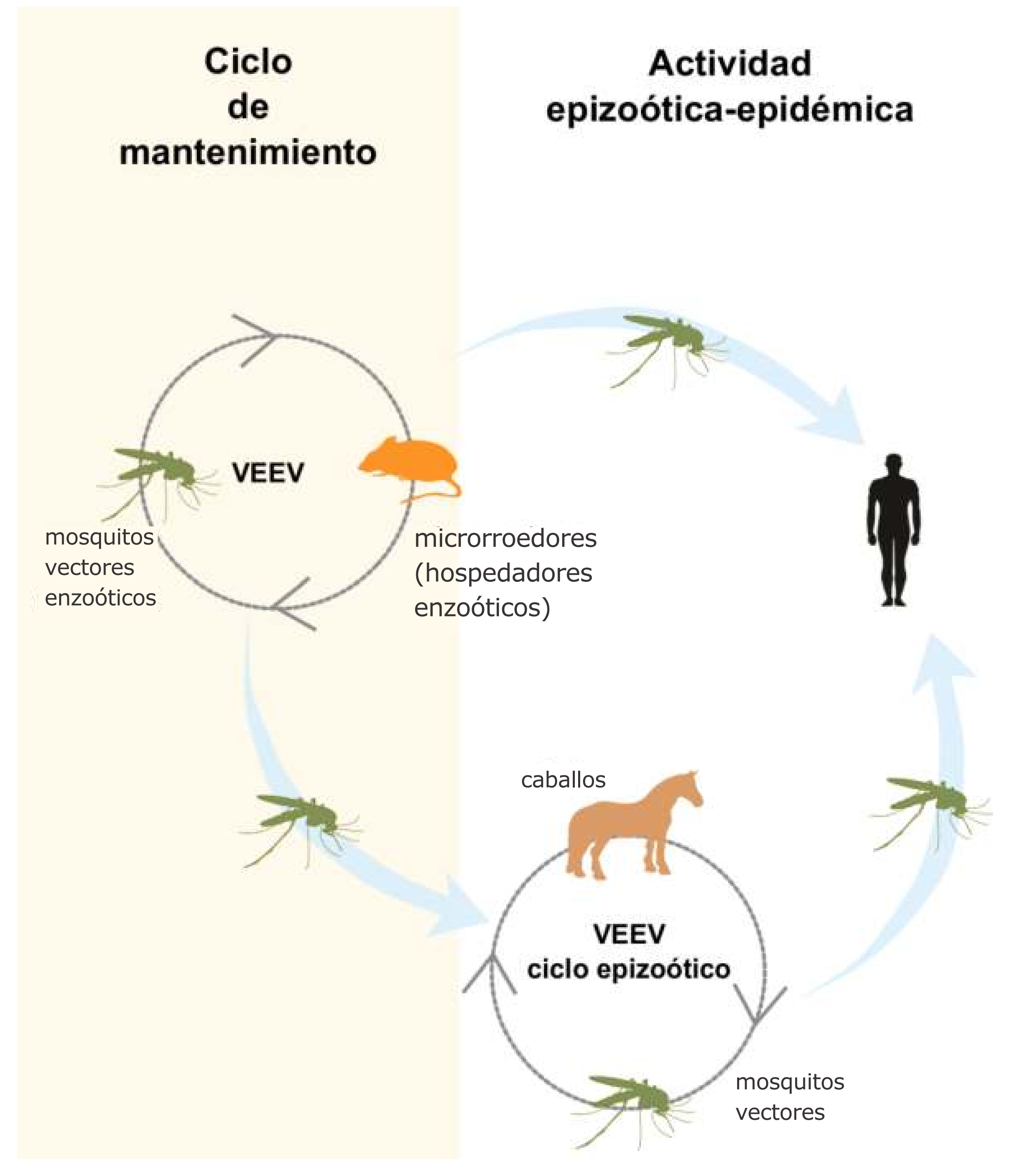


Figura 4: Ciclos de mantenimiento para cepas epizoóticas y enzoóticas del virus *Encefalitis Equina Venezolana* .

Desde el aislamiento y caracterización del VEEV en Venezuela durante una epizootia en equinos en 1938, han sido informadas epizootias y epidemias esporádicas. Entre ellas podemos destacar la ocurrida entre 1969 y 1972, afectando América del Sur y Central, México y Texas (EE.UU.) y la epizootia/epidemia ocurrida en 1995 en Colombia y Venezuela luego de más de 20 años de silencio con alrededor de 50.000 casos equinos y 75.000 casos humanos (Aguilar *et al*., 2011).

En Argentina, hay registros de aislamientos de VEEV epizoóticos a partir de caballos enfermos que probablemente hayan sido causados por vacunas mal inactivadas producidas por laboratorios privados (Sabattini *et al*., 1998). En relación a virus enzoóticos, se conoce desde hace más de tres décadas actividad del virus Río Negro (subtipo VI del complejo VEEV), el cual fue aislado a partir de mosquitos *Culex* (*Melanoconion*) *delpontei* y roedores del género *Akodon,* capturados en la zona subtropical de Argentina. Está asociado a la producción de enfermedad febril aguda pero por el momento sólo se lo ha reconocido como un problema de salud pública en este país (Contigiani *et al*., 1994, Cámara *et al*., 2003). El virus Pixuna (subtipo IV del complejo viral VEEV) aislado por primera vez en 1961 al norte de Brasil, a partir de mosquitos *Anopheles* (*Stethomyia*) *nimbus* (*Theobald*), también ha sido detectado en Argentina (Pisano *et al*., 2010 a; 2010b). La circulación de múltiples subtipos enzoóticos en una misma región (como ocurre en Argentina, Venezuela y Perú) podría provocar, por la interacción entre ellos y por mecanismos genéticos de adaptación a nuevos hospedadores, la emergencia de variedades epizoóticas/epidémicas.

Los caballos y otros équidos son altamente susceptibles al VEEV epizoótico, con una morbilidad en epizootias del 40-60 % de los animales susceptibles y una mortalidad de alrededor del 50 % de los enfermos. En humanos, las cepas enzoóticas producen en general enfermedad clínica leve, mientras que las formas clínicas de infección con virus epizoóticos pueden ser graves (Weaver *et al*., 2004b; Taylor y Paessler, 2013).

Virus Mayaro (MAYV)

El MAYV fue aislado de humanos, primates silvestres y mosquitos en Bolivia, Brasil, Colombia, Venezuela, Perú y Trinidad, mostrando que tiene amplia distribución. La infección de humanos es común en las zonas selváticas del norte de América del Sur. También se ha detectado actividad en América Central y recientemente se han notificado infecciones humanas en México (Muñoz y Navarro, 2012). Los casos de enfermedad clínica por MAYV en América del Sur son esporádicos y se registran en individuos con historia de actividad reciente en zonas selváticas. Esto se debe a que los vectores del MAYV son mosquitos del género *Haemagogus* que habitan en zonas selváticas, preferentemente en la copa de los árboles. Recientemente se han reportado casos importados en Europa y EE.UU. por turismo en zonas selváticas de América. El ciclo de transmisión de MAYV podría ser similar al del YFV incluyendo monos como hospedadores y mosquitos del género *Haemagogus* como vectores. Los brotes humanos ocurridos en Brasil en los años 1978 y 1991 permitieron aportar al conocimiento epidemiológico de este virus. Se detectaron anticuerpos en un alto porcentaje en monos *Callithrix* Erxlebeny se aisló virus de *Haemagogus janthinomys*. Se encontró además que puede infectar y ser transmitido por *Ae. aegypti*, aumentando la posibilidad de que ocurran brotes urbanos. En humanos produce una enfermedad febril aguda que puede confundirse con dengue o chikungunya (Lwande *et al*., 2015).

Virus Chikungunya (CHIKV)

El CHIKV provoca una enfermedad febril aguda con artralgia y erupción de comienzo brusco que es transmitida por mosquitos del género *Aedes*. Fue descrita por primera vez durante un brote en el sur de Tanzania en 1952 y se conoce como “fiebre chikungunya”, “artritis epidémica chikungunya” o sólo “chikungunya”. Es endémico en India, sureste asiático, Filipinas y África. Estudios genéticos, permitieron identificar tres linajes diferentes para CHIKV: linaje Africano oriental, linaje Asiático y linaje África oriental y centro sur (ECSA) (Caglioti *et al*., 2013). Los aislamientos recientes realizados en el Océano Indico, Europa e incluso en América forman un agrupamiento diferente dentro del genotipo ECSA. En el 2004 emerge en Islas del Océano Indico (Lamu, Comoros y Seychelles entre otras) donde el vector *Ae. aegypti* es el más prevalente diseminándose posteriormente a otras donde *Ae. albopictus* es el vector relevante (Islas Reunión) y provocando epidemias explosivas con millones de casos en India después de un periodo silente de más de 30 años. En las epidemias ocurridas en estas islas del Océano Indico, se detectó una mutación en el gen de la glicoproteína E1 del virus, dentro del linaje ECSA, que le confirió la capacidad para replicar con mayor eficiencia en *Ae. albopictus*, la que fue asociada como causa de la emergencia del virus epidémico (Tsetsarkin *et al*., 2007).

A partir del 2006, se notifican casos importados por CHIKV en diferentes países de Europa,

siendo Francia e Italia los países de mayor riesgo por el número de visitantes que provienen de regiones endémicas principalmente de India. En el 2007, se informa por primera vez en Europa un brote autóctono localizado en Italia nororiental (Rezza, 2014). Por último, entre el 2006 y 2011, fueron notificados casos importados en EE.UU., Canadá, islas del Caribe, Brasil, Oceanía y Australia, asociados a viajeros provenientes de India e islas del océano Índico (Rezza, 2014). A fines del 2013 la Organización Panamericana de Salud (OPS) informa los primeros casos autóctonos de infección por CHIKV en islas de la región del Caribe (Guadalupe, Islas Vírgenes Británicas, Martinica, San Bartolomé y San Martín), llegando en el 2014 a la identificación de transmisión local en 43 países del Caribe, América central, América del norte y América del sur (Weaver, 2014; Powers, 2015). Las cepas de CHIKV responsables de las epidemias en el continente americano pertenecen al genotipo Asiático y no al ECSA como podía esperarse en base al alto número de casos importados ocurridos debido a este linaje. Según un trabajo reciente que evaluó la competencia vectorial de poblaciones autóctonas de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* colectadas en diferentes países de América del Sur y Central, ambas especies son vectores del virus. (Vega-Rúa *et al*., 2014; 2015).

En África central y Oeste, el CHIKV se mantendría en un ciclo selvático entre primates no humanos y mosquitos selváticos *Aedes* spp., de los cuales fue reiteradamente aislado (*Aedes furcifer* Edwards, *Aedes taylori* Edwards, *Aedes luteocephalus* (Newstead), *Aedes africanus* (Theobald) y *Aedes neoafricanus* (Cornet, Valade y Dieng). En las epidemias urbanas registradas en el este de África, océano Índico, India y Europa, se asoció como vector al *Ae. albopictus*. Además de este mosquito, otras especies peridomésticas con capacidad vectorial para CHIKV, que han sido detectadas en abundancia incluyen *Aedes vittatus* (Bigot) y *Anopheles stephensi* Liston (Coffey *et al*., 2014).

En el 2016 se confirmó por primera vez circulación autóctona de CHIKV en Argentina, en las provincias de Salta y Jujuy (MSN, 2016).

Las medidas preventivas eficaces consisten en la protección individual contra la picadura de mosquitos y el control de los vectores *Ae. aegypti y Ae. albopictus*. Las personas enfermas deben ser protegidas de posibles picaduras de mosquitos (permanecer dentro del domicilio o bajo mosquiteros o colocarse repelente, durante los primeros 4-6 días de la infección), para evitar infectar nuevos vectores y amplificar la enfermedad.

Familia *Bunyaviridae*

La famila *Bunyaviridae* comprende más de 100 especies virales agrupadas en cinco géneros en base a las características genéticas, serológicas, morfológicas y bioquímicas: *Orthobunyavirus*, *Nairovirus*, *Phlebovirus*, *Hantavirus* y *Tospovirus* (International Committee on Taxonomy of Viruses (ICTV), 2014). El nombre de esta familia deriva de Bwamba (Uganda, África del Sur), lugar donde fue aislado por primera vez el virus Bunyamwera (BUNV), prototipo de la familia, a partir de mosquitos *Aedes* sp. Se encuentran ampliamente distribuidos en el mundo y una gran parte de ellos tienen importancia sanitaria debido a que producen enfermedad tanto en humanos como en animales domésticos y silvestres. Los tres primeros géneros infectan animales y son transmitidos por artrópodos. La forma de transmisión de los diferentes miembros de estos géneros es diversa; sin embargo, dentro de cada uno es bastante similar (Plyusnin *et al*., 2012). En general, los orthobunyavirus son transmitidos por mosquitos, mientras que los nairovirus lo son por garrapatas y los phlebovirus por flebótomos. El ICTV del 2014 identifica 48 especies en el género *Orthobunyavirus*, siete especies en el género *Nairovirus* y 10 en el género *Phlebovirus*.

Son virus envueltos con una cápside helicoidal de forma oval o esférica de 80 a 120 nanómetros (nm) de diámetro; su genoma está constituido por RNA de cadena simple de polaridad negativa, dividido en tres segmentos: S (pequeño), M (mediano) y L (grande) (Briese *et al*., 2013).

Género *Orthobunyavirus*
Serogrupo *Bunyamwera*

Virus Bunyamwera (BUNV)

El BUNV, fue aislado originalmente a partir de *Aedes* sp. en 1943 en Uganda (África) durante un brote de YFV. En América del Norte, una cepa de este virus, el CVV, fue aislada por primera vez en 1956 a partir de mosquitos *Culiseta inornata* (Williston). Numerosas cepas han sido recuperadas de distintas especies de mosquitos de los géneros *Culiseta*, *Ochlerotatus*, *Anopheles*, *Psorophora* y *Culex*, como también a partir de animales (caballos, vacas, ovejas, reno y tortuga) (Schmaljohn y Nichol, 2007). Se han detectado anticuerpos neutralizantes en humanos y animales domésticos (vacas, caballos, cabras y ovejas) y silvestres (alces, venados, caribúes, liebres, aves y ratones) desde Alaska hasta Argentina (Tauro *et al*., 2009). BUNV es considerado agente etiológico de síndrome febril, patologías nerviosas en humanos

(encefalitis, meningitis) y defectos del sistema nervioso central. El BUNV se lo encuentra principalmente en EE.UU. asociado a la producción de enfermedad neurológica, malformaciones congénitas nerviosas y/o músculo esqueléticas, abortos y muerte en animales domésticos y silvestres, principalmente en rumiantes (Edwards, 1994). Actualmente no existen vacunas o tratamientos para proteger a los animales de la infección por BUNV.

En Argentina, BUNV fue el primer orthobunyavirus reconocido. Cepas de este virus fueron aisladas a partir de mosquitos *Ae. albifasciatus* en la provincia de Córdoba (1964-1965) y en la provincia de Santa Fe (1982). Durante los años 2008 y 2009 se detectó en mosquitos de las especies *Aedes scapularis*, *Ae. albifasciatus* y *Cx. quinquefasciatus* colectadas en el centro y noreste de la provincia de Córdoba (Tauro *et al*., 2015a). Durante el año 2013, el BUNV, fue aislado a partir de dos equinos muertos con encefalitis y de un aborto equino en la provincia de Santa Fe (Tauro *et al*., 2015b). En distintas provincias del país se detectaron anticuerpos neutralizantes en humanos sanos y con síndrome neurológico y/o febril indiferenciado; como asimismo en animales domésticos (vacas, caballos, cabras y ovejas) y silvestres (aves y roedores) (Tauro *et al*., 2009). Durante el año 2009, en la ciudad de Córdoba se detectó el primer caso de síndrome febril en humanos por BUNV, siendo este el primer registro tanto para Argentina como para América del Sur (Tauro *et al*., 2012b).

Serogrupo Simbu
Virus Oropouche (OROV)

El OROV produce infección febril aguda, acompañada por cefalea, mialgias, artralgia, entre otras manifestaciones que duran de 2 a 7 días. Fue aislado por primera vez a partir de un trabajador rural en Trinidad en 1955. Ha sido aislado de humanos, monos, edentados, mosquitos y culicoides. Este virus está asociado a varias epidemias importantes de enfermedad febril en la región amazónica de Brasil, Panamá y Perú, considerándose una de las mayores virosis emergentes para las áreas tropicales de América Central y Sur. Las altas prevalencias de anticuerpos detectados en habitantes de las regiones forestales y rurales del Amazonas sugieren una circulación endémica de este virus. En el amazonas brasilero, OROV es el segundo arbovirus más común después de DENV. Hay registros de su actividad en provincias del norte de Argentina. Distintos estudios han evidenciado que OROV es mantenido en la naturaleza por medio de un ciclo enzoótico en el cual los monos, perezosos y aves son los vertebrados hospedadores y sin vector conocido, y un ciclo epidémico urbano en el cual el humano genera viremias lo suficientemente altas para infectar a *Culicoides paraensis* (Goeldi), principal vector urbano involucrado en las epidemias. OROV también fue aislado de *Cx. quinquefasciatus*, *Coquillettidia venezuelensis* y *Aedes* (*Ochlerotatus*) *serratus* (Pinheiro *et al*., 1981; Vasconcelos *et al*., 2011; Briese *et al*., 2013).

Serogrupo California
Virus California Encefalitis (CEV)

El CEV, prototipo del serogrupo, fue aislado en California en 1943 a partir de mosquitos *Aedes dorsalis* y *Cx. tarsalis.* Este virus produce encefalitis en humanos. Anticuerpos contra este virus han sido detectados en conejos, liebres, ardillas, caballos y vacas. Además de América del Norte, este virus ha sido detectado en Rusia.

Virus La Crosse (LCV)

El LCV es el más patógeno de todos los virus que componen este serogrupo y es el de mayor importancia epidemiológica en los EE.UU. Es transmitido principalmente por *Aedes* (*Ochlerotatus*) *triseriatus* (Say), especie en la cual se ha observado la transmisión transovárica del virus como estrategia de hibernación (Hollidge *et al*., 2010). Recientemente este virus también fue aislado de *Ae. albopictus*. Especies de mamíferos como las ardillas (*Sciurus carolinensis* Gmelin), marmotas (*Tamias striatus* (Linnaeus)) y zorros actuarían como hospedadores amplificadores de LCV. En EE.UU. la infección por LCV es considerada como una de las principales causas de encefalitis y en menor medida meningitis en niños; mientras que en adultos, este virus solo causa un leve cuadro febril sin compromiso neurológico. La mayoría de los casos ocurren en la planicie de los ríos Mississipi y Ohio, particularmente en áreas rurales o áreas de esparcimiento y recreación (Leisnham y Juliano, 2012).

Virus Jamestown Canyon (JCV)

El JCV se encuentra ampliamente distribuido en América del Norte y es otro de los orthobunyavirus responsable de casos de encefalitis en humanos en EE.UU. A diferencia de LCV este virus causa enfermedades más graves en adultos. Fue aislado de *Culiseta inornata* colectados en California en 1961. Es transmitido principalmente por la picadura de esta especie de mosquitos y por varias especies de *Ochlerotatus*, en los cuales fue observada la transmisión transovárica. El venado blanco *Odocoileus virginianus* (Zimmermann) es el hospedador amplificador en

el ciclo natural de este virus. Recientemente este virus fue aislado a partir de lesiones vesiculares en caballos (Pastula *et al*., 2015).

Virus Guaroa (GROV)

El GROV fue aislado por primera vez a partir de un humano sin signos de enfermedad en Colombia en 1959. Subsecuentemente numerosas cepas de éste virus han sido recuperadas de pacientes febriles en Brasil y de mosquitos en Colombia, Panamá y Brasil. La mayor parte de los aislamientos han sido realizados a partir de *Anopheles neivai* Howard, Dyar y Knab por lo que se considera a esta especie como el potencial vector de GROV en la naturaleza. Distintos estudios sugieren que GORV se encuentra ampliamente distribuido en Centro y Sudamérica ya que se han detectado anticuerpos en humanos en Brasil, Argentina, Perú y Guatemala (Groseth *et al*., 2015).

Género *Phlebovirus*

Los virus pertenecientes a este género presentan una amplia distribución en todo el mundo a excepción de Australia y son los más diversos en cuanto a los artrópodos vectores involucrados en su ciclo natural. La mayoría son transmitidos por pequeños dípteros de los géneros *Phlebotomus* Loew, *Lutzomyia* França y *Sergentomyia* França y Parrot. Aún no han sido registrados phlebovirus de importancia médica y veterinaria en la región pero creemos importante incluir estos phlebovirus de importancia global.

Virus Fiebre del Valle del Rift (RVFV)

El RVFV se caracteriza por producir grandes y explosivas epidemias, tanto en toda África como en la península arábiga. Afecta principalmente a rumiantes (cabras, ovejas, vacas y camélidos) y humanos. En los rumiantes, particularmente ovejas, la infección por el RVFV se caracteriza por una alta tasa de aborto, alta tasa de mortalidad (~ 70 %) en los animales jóvenes y mortalidad significativa (20-30 %) en los animales adultos. En humanos puede provocar hepatitis, retinitis, encefalitis y fiebre hemorrágica. En la naturaleza, el RVFV es transmitido principalmente por distintas especies de *Aedes, Culex* y *Anopheles*. Los rumiantes actúan como hospedadores amplificadores en los ciclos epizoóticos/epidémicos transmitiendo el virus a otros culícidos provocando así la amplificación como también la dispersión del virus. Actualmente hay una vacuna a virus atenuado que ha demostrado ser segura tanto para animales adultos como jóvenes y muy efectiva en ovejas, vacas y monos. Sin embargo, no puede ser utilizada en individuos preñados ya que tiene efecto teratogénico sobre el feto (Horne y Vanlandingham, 2014).

Virus de la Fiebre Nápoles (NFV)

Son numerosas las cepas de NFV responsables de la mayor parte de los casos de síndrome febril producidos por flebótomos en Europa y Asia. Una de las de mayor impacto sanitario, es la previamente denominada virus Toscana, la cual fue aislada a partir de *Phlebotomus perniciosus* Newstead en Italia en 1971. Su distribución es muy amplia abarcando los países de Italia, Francia, España, Eslovenia, Turquía, Portugal, Suecia y Grecia. Es transmitido por *P. perniciosus* y *Phlebotomus perfiliewi* Parrot, los cuales también actúan como reservorios. La transmisión transovárica ha sido demostrada mediante estudios de laboratorio como también por aislamiento del virus en *Phlebotomus* spp. machos. En los humanos, la mayoría de las veces, la infección por este virus consiste en una enfermedad febril leve a moderada, en algunos casos con compromiso neurológico (meningitis aséptica) (Horne y Vanlandingham, 2014).

Phlebovirus en América

En América es poco lo que se conoce sobre la epidemiologia y ecología de los virus pertenecientes a este género. De los distintos virus recuperados en Centro y Sudamérica, *Punta Toro* (PTV) y *Candiru* (CANV) están asociados a la producción de síndrome febril en humanos. El PTV fue aislado en Panamá y Colombia a partir de flebótomos y humanos (Palacios *et al*., 2015).

Género *Nairovirus*

Los nairovirus, presentan una distribución mundial y son transmitidos casi de manera exclusiva por garrapatas; sin embargo, unos pocos representantes han sido recuperados de culicoides, mosquitos y moscas (vector mecánico).

Fiebre Hemorrágica de Crimea-Congo (CCHFV)

El virus CCHFV es el agente viral de mayor importancia sanitaria dentro del género *Nairovirus*. Este virus se encuentra presente a lo largo de muchas regiones geográficas de Asia, África y Europa las cuales se corresponden con la distribución del artró-

podo vector que son las garrapatas ixodidae del género *Hyalomma*. Si bien el virus ha sido aislado de más de 30 especies diferentes de garrapatas, se considera como vector principal a la especie *Hyalomma turanicum* Pomerantsev, en la cual se ha visto que ocurre la transmisión transovárica, transestadial y venérea del virus. Los animales domésticos y silvestres que actúan como hospedadores de las garrapatas suelen desarrollar viremias significativas y anticuerpos sin una clínica apreciable (Horne y Vanlandingham, 2014).

Familia *Flaviviridae*
Género *Flavivirus*

La familia *Flaviviridae* está integrada por cuatro géneros: *Flavivirus*, *Hepacivirus*, *Pestivirus y Pigivirus.* El término "flaviviridae" hace referencia al YFV, prototipo de la familia (del latín *flavus*: amarillo). El género *Flavivirus* contiene 53 especies virales (ICTV, 2014). Todos los *Flavivirus* están estrechamente relacionados desde el punto de vista antigénico, hecho responsable de las frecuentes reacciones serológicas cruzadas, las cuales se exageran en las infecciones secuenciales/secundarias, dificultando el diagnóstico etiológico específico, especialmente en regiones donde dos o más flavivirus son prevalentes (Pierson y Diamon, 2013).

Las infecciones provocadas por flavivirus se encuentran entre las enfermedades transmisibles con mayor incidencia en el mundo. La mayoría de ellas se manifiestan clínicamente como un síndrome febril que puede estar o no acompañado de diversos síntomas. La severidad de estas infecciones es variable con casos asintomáticos y otros que pueden llegar a ser letales. Algunos de los más importantes desde un punto de vista clínico son: los 4 serotipos del DENV en las regiones tropicales y subtropicales de todo el mundo, YFV en África, Centro y Sudamérica, EJV en Asia y Australia, virus de la Encefalitis Transmitido por Garrapatas (TBEV) en regiones templadas de Europa y Asia, SLEV desde el sur de Canadá hasta Argentina, virus Zika (ZIKV) de origen africano y de reciente emergencia en Latinoamérica, Polinesia y Micronesia y WNV en África, Centro de Europa, Asia y América (Pierson y Diamon, 2013).

Virus Dengue (DENV)

El dengue es una enfermedad endemo-epidémica causada por un virus que se transmite a través de la picadura del mosquito *Ae. aegypti*. Existen cuatro serotipos del DENV: 1, 2, 3, 4 y cada uno de ellos tiene distintos genotipos. Recientemente se ha detectado un nuevo serotipo (5) transmitido entre primates no humanos en Borneo, Malasia (Normile, 2013). La inmunidad es serotipo-específica por lo que la infección con un serotipo determinado confiere inmunidad permanente contra el mismo (inmunidad homóloga), y sólo por unos meses contra el resto de los serotipos (inmunidad heteróloga). Cualquier serotipo puede producir formas graves de la enfermedad, aunque los serotipos 2 y 3 han sido asociados a la mayor cantidad de casos graves y fallecidos. El mosquito vector *Ae. aegypti* tiene hábitos domiciliarios, por lo que la transmisión es predominantemente doméstica. En otros continentes, otras especies de mosquitos del mismo género como *Ae. albopictus* han sido involucradas en el ciclo de transmisión del dengue. En Argentina, *Ae. albopictus* se encontró en la provincia de Misiones, pero no asociado aún a la transmisión del virus (Schweigmann *et al*., 2004; Vezzani y Carbajo, 2008).

Las personas infectadas presentan viremia desde un día antes y hasta cinco o seis días posteriores a la aparición de la fiebre. La infección por dengue puede ser clínicamente inaparente o puede causar una enfermedad de variada intensidad. Luego de un período de incubación que puede ser de 5 a 7 días (se han observado casos con un período de incubación de hasta 14 días), pueden aparecer manifestaciones clínicas, aunque una alta proporción de las personas infectadas cursarán de manera asintomática. Las infecciones sintomáticas pueden variar desde formas leves de la enfermedad, que solo se manifiestan con un cuadro febril agudo, de duración limitada (2 a 7 días) a otros cuya fiebre se asocia a intenso malestar general, cefalea, dolor retro ocular, dolor muscular y dolores articulares. En no más del 50 % de los casos estos síntomas pueden acompañarse de un exantema en la mayoría de los casos pruriginoso, no patognomónico. Algunos casos de dengue pueden evolucionar a formas graves en las que hay manifestaciones hemorrágicas, pérdida de plasma debida al aumento de la permeabilidad vascular (lo que ocasiona un incremento del hematocrito) y presencia de colecciones líquidas en cavidades serosas (derrame pleural, ascitis y derrame pericárdico) lo que puede llevar a un cuadro de shock. Los casos de dengue grave son más frecuentes en personas que ya padecieron dengue por un serotipo (infección primaria) y se infectan nuevamente (infección secundaria) con un serotipo diferente al que le ocasionó el primer cuadro. Este fenómeno puede ocurrir hasta muchos años después de ocurrida la infección primaria, pero no implica necesariamente que toda infección secundaria conduzca a dengue grave. No obstante, también la infección primaria puede asociarse a dengue grave, en relación a virulencia de la cepa o a otros factores del hospedador

(MSN , 2013a).

A nivel mundial el número de casos de dengue se ha incrementado 30 veces en las últimas cinco décadas (Lam *et al*., 2012). En América, durante los últimos 28 años, ha tenido una tendencia ascendente con picos epidémicos que se repiten cada 3 a 5 años casi de manera estable. El país con mayores tasas de incidencia es Brasil, que ha llegado, en ocasiones, a acumular casi el 80 % de los casos de dengue de las Américas. Le siguen la región Andina y Centroamérica.

En Argentina el virus DEN se introdujo desde el Paraguay y la primer epidemia registrada tuvo lugar en el año 1916 en las provincias de Corrientes y Entre Ríos durante la cual afectó el 50 % de la población mesopotámica de aquella época (Gaudino, 1916). Durante 82 años no se documentaron casos por este virus en el territorio nacional hasta la reintroducción del mosquito vector *Ae. aegypti*. Desde su reemergencia en 1997, se registraron brotes todos los años excepto en 2001 y 2005. En 1998 se produce el primer brote autóctono en Salta con un total de 330 casos confirmados y en 2000 en Misiones y Formosa (Aviles *et al*., 2003). Un estudio serológico realizado en la región noreste del país indica una prevalencia de infección baja en población general en las provincias de Misiones (1 %), Corrientes (2,3 %), Chaco (5,5 %) y Formosa (0 %) (Gorodner *et al.*, 2000).

Desde su reintroducción hasta el 2007 se habían reportado un total de 4.700 casos de dengue clásico abarcando principalmente las provincias del norte y detectándose los serotipos DENV1, DENV2 y DENV3 (Vezzani y Carbajo, 2008). La mayor epidemia se registró en el primer semestre del 2009 con más de 26.000 casos por DENV1 (MSN, 2009). Durante 2010 se reportaron un total de 800 casos en la provincia de Misiones y casos autóctonos aislados en las provincias de Chaco, Jujuy, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero y Buenos Aires (MSN, 2010b). A partir de aquí prácticamente todos los años se detectan casos autóctonos de dengue en Argentina: 81 casos por DENV1 y DENV2 en Santa Fe y Salta en 2011 (MSN, 2011) y 109 por DENV2 y DENV3 en La Rioja, Buenos Aires y Salta en 2012 (MSN, 2012). Durante el año 2013 se registró un período de brote con 2.732 casos autóctonos por dengue en 17 localidades de siete provincias (Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Corrientes, Formosa, Misiones, Salta) con circulación de los serotipos DEN1, DEN2 y DEN4 (MSN, 2013b). En el año 2014 fueron confirmados 490 casos en las provincias de Buenos Aires (dos casos autóctonos), Córdoba (cuatro casos autóctonos) y Salta (457 casos autóctonos), detectándose la circulación de DENV4 y DENV1 (MSN, 2014). En el primer semestre del 2015 se identificaron tres zonas con circulación autóctona de DENV: Córdoba capital con notificación de 235 casos autóctonos confirmados por DENV4, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) con 18 casos confirmados por DENV1 y provincia de Buenos Aires con 24 casos confirmados por DENV1. Desde la segunda mitad de 2015 se detectó una epidemia por DENV1 con epicentro en las provincias de Formosa y Misiones (MSN, 2015). Hasta abril del corriente año (2016) se han registrado en nuestro país cerca de 28.000 casos de dengue probables y confirmados. Las provincias con mayor número de casos fueron Misiones, Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe, Formosa, Chaco, Salta y la ciudad autónoma de Buenos Aires. El serotipo predominante fue el DENV1, aunque también hubo casos de DENV4 (MSN, 2016). Para un mayor detalle comentado sobre la última epidemia de Dengue registrada en Argentina y la comunicación generada invitamos a leer el capítulo 26 "*La comunicación en tiempos de dengue*".

Si bien Argentina ha reportado frecuentemente brotes epidémicos de dengue, el mismo no se ha convertido en una endemia sino que requiere de la introducción anual del virus desde otros países con circulación endémica del DENV. Sin embargo, se evidencian en el país todas las condiciones biológicas y socio-ambientales necesarias para la transmisión y mantenimiento del DENV. La presencia del vector se ha reportado en la mayoría de las provincias con clima templado y subtropical del país (Zanotti *et al*., 2015). Estudios de competencia vectorial han corroborado que poblaciones de *Ae. aegypti* colectadas en Buenos Aires, Corrientes y Salto (Uruguay) son altamente susceptibles de infectarse y competentes en la transmisión del DENV (Lourenço de Oliveira *et al*., 2013). Dicha situación eco-epidemiológica requiere un sistema de vigilancia altamente sensible para captar cada caso sospechoso y ejercer acciones de bloqueo tendientes a minimizar el riesgo de transmisión.

Virus Fiebre Amarilla (YFV)

La Fiebre Amarilla (FA) es una enfermedad zoonótica endémica de las zonas selváticas de África, América Central y Sur. Presenta dos ciclos de transmisión. La primera es la forma urbana en la cual el hospedador principal es el hombre y el vector el mosquito *Ae. aegypti*; el hombre infectado experimenta altos niveles de viremia siendo infeccioso para los mosquitos desde 1-2 días antes del inicio de la fiebre y hasta 3-5 días después. La segunda variante es un ciclo selvático donde el hospedador principal lo constituyen los monos y los vectores son mosqui-

tos del género *Haemagogus y Sabethes* en Sudamérica y *Ae. africanus* en África (Gardner y Ryman, 2010). El mono infectado sirve de fuente de virus para infectar un elevado número de mosquitos, favoreciendo la transmisión a otros monos. El hombre es infectado por mosquitos virémicos cuando penetra accidentalmente en el ciclo selvático mono-mosquito-mono. La infección con este virus produce alta mortalidad en monos, especialmente del género *Alouatta* (mono aullador) y *Ateles* (mono araña; no se encuentra en Argentina), hecho que sugiere que la enfermedad es nueva en América (Moreno *et al*., 2015). Otros géneros de monos y especialmente los africanos se infectan, pero no mueren. La última ola amarílica reportada en monos tuvo lugar en el cono sur de Sudamérica en los años 2008-2009 afectando las poblaciones silvestres de mono aullador de Argentina, Brasil y Paraguay (Holzmann *et al*., 2010; de Almeida *et al*., 2012).

En el hombre el espectro clínico varía desde una enfermedad febril no específica a una enfermedad con desenlace fatal. Los casos leves presentan síntomas difíciles de distinguir de otras enfermedades virales agudas. En alrededor del 85 % de los casos la enfermedad es autolimitada. La FA grave (10-20 % de los casos) se presenta con insuficiencia hepática, fallo renal, coagulopatía y shock, con una tasa de letalidad entre el 20 % al 50 %, siendo más elevada en niños y adultos mayores.

En la actualidad la enfermedad sólo está presente en algunas regiones de África y Sudamérica. En América del Sur los brotes son limitados y esporádicos, y se producen en zonas selváticas y boscosas en 13 países latinoamericanos, encontrándose las zonas de mayor riesgo en Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Los más afectados son los hombres jóvenes, no vacunados, que ingresan a la zona selvática por su trabajo, exponiéndose a los vectores infectados. En esta región del mundo, el mayor peligro lo representa la reinfestación de muchas ciudades por el mosquito *Ae. aegypti*, lo que conlleva el riesgo de que se renueve la transmisión de la FA urbana. El último brote de FA urbana ocurrió en 1942 en Brasil y el último caso de FA urbana confirmado fue reportado por Trinidad y Tobago en 1954 (Monath y Vasconcelos, 2015). La OPS alertó en 2009 sobre el aumento de la circulación del YFV en América Latina, observándose mayor incidencia de enfermedad en los monos. Esta situación afecta sobre todo a regiones de Argentina, Brasil, Colombia, Venezuela y Trinidad y Tobago. Entre los años 2000–2008, se confirmaron a nivel mundial 1.015 casos (tasa de letalidad del 51,1 %). En Argentina cabe recordar la epidemia de FA urbana en 1871, en la provincia de Buenos Aires, con más de 10.000 casos humanos. La enfermedad fue traída por los soldados que regresaban de la Guerra de la Triple Alianza en Paraguay. En cuanto a la FA selvática, el primer brote ocurrió en Misiones y Corrientes en 1966. Durante el mes de enero de 2008 se confirmó en la provincia de Misiones una epizootia en monos *Alouatta caraya* (Humboldt) y 8 casos humanos (ninguno con antecedentes de vacunación). Se consideran zonas de riesgo a todos aquellos departamentos limítrofes con los países de Brasil, Bolivia y Paraguay.

Una de las medidas utilizadas para su control y prevención es la vacuna a virus vivo atenuado YF17D de aplicación subcutánea, la cual induce una respuesta inmune eficaz y de larga duración (MSN, 2010a).

Virus St. Louis encephalitis (SLEV)

Este virus se encuentra sólo en el continente americano, donde circula desde el sur de Canadá hasta Argentina. En EE.UU. ha sido una de las principales causas de epidemias de encefalitis por arbovirus hasta la introducción del WNV en el año 1999, no así en el resto de América. El SLEV es mantenido en la naturaleza a través de la transmisión vectorial por diferentes especies de *Culex* spp. y aves hospedadoras. Los humanos y otros mamíferos son excluidos del ciclo básico de transmisión a causa de que los títulos de viremia son insuficientes para infectar mosquitos vectores. En EE.UU., donde los ciclos de transmisión del SLEV son bien conocidos, intervienen como vectores *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. tarsalis* y *Culex nigripalpus* (Theobald) y como hospedadores al carpodaco común *Haemorhous mexicanus* (Müller), el gorrión (*P. domesticus*) y la paloma huilota (*Zenaida macroura*) (Reisen, 2003) (Fig. 5). El SLEV es endémico en Argentina y su distribución geográfica es muy amplia. Desde el año 1963 hasta el 2005, un total de 12 cepas fueron aisladas a partir de mosquitos *Culex* spp., roedores y humanos. Con respecto al ciclo de transmisión, diversos estudios realizados en Córdoba, han demostrado que *Cx. quinquefasciatus* es el principal vector del SLEV (Diaz *et al*., 2013), mientras que especies columbiformes como la paloma Torcacita (*Columbina picui* (Temminck)) y Torcaza (*Z. auriculata*) serían los hospedadores en ambientes rurales y urbanos (Diaz *et al*., 2008b; Diaz *et al*., 2016a). Otras especies de aves, como horneros (*Furnarius rufus* (Gmelin)) y benteveos (*Pitangus sulphuratus* (Linneo)) también podrían funcionar como hospedadores de mantenimiento del virus (Diaz *et al*., 2016b). Durante períodos enzoóticos, otras especies de mosquitos (*Ae. aegypti*, *Ae. albifasciatus*, *Ae. scapularis*, *An. albitar-*

sis, *Culex apicinus*, *Cx. interfor*, *Cx. quinquefasciatus*, *Psorophora* sp.) se han detectado infectadas por el SLEV (Diaz *et al*., 2012). Los períodos de mayor actividad viral se concentran a fines del verano e inicios de otoño (Febrero - Marzo) comenzando la circulación en los meses de Noviembre - Diciembre (primavera) (Diaz, 2009).

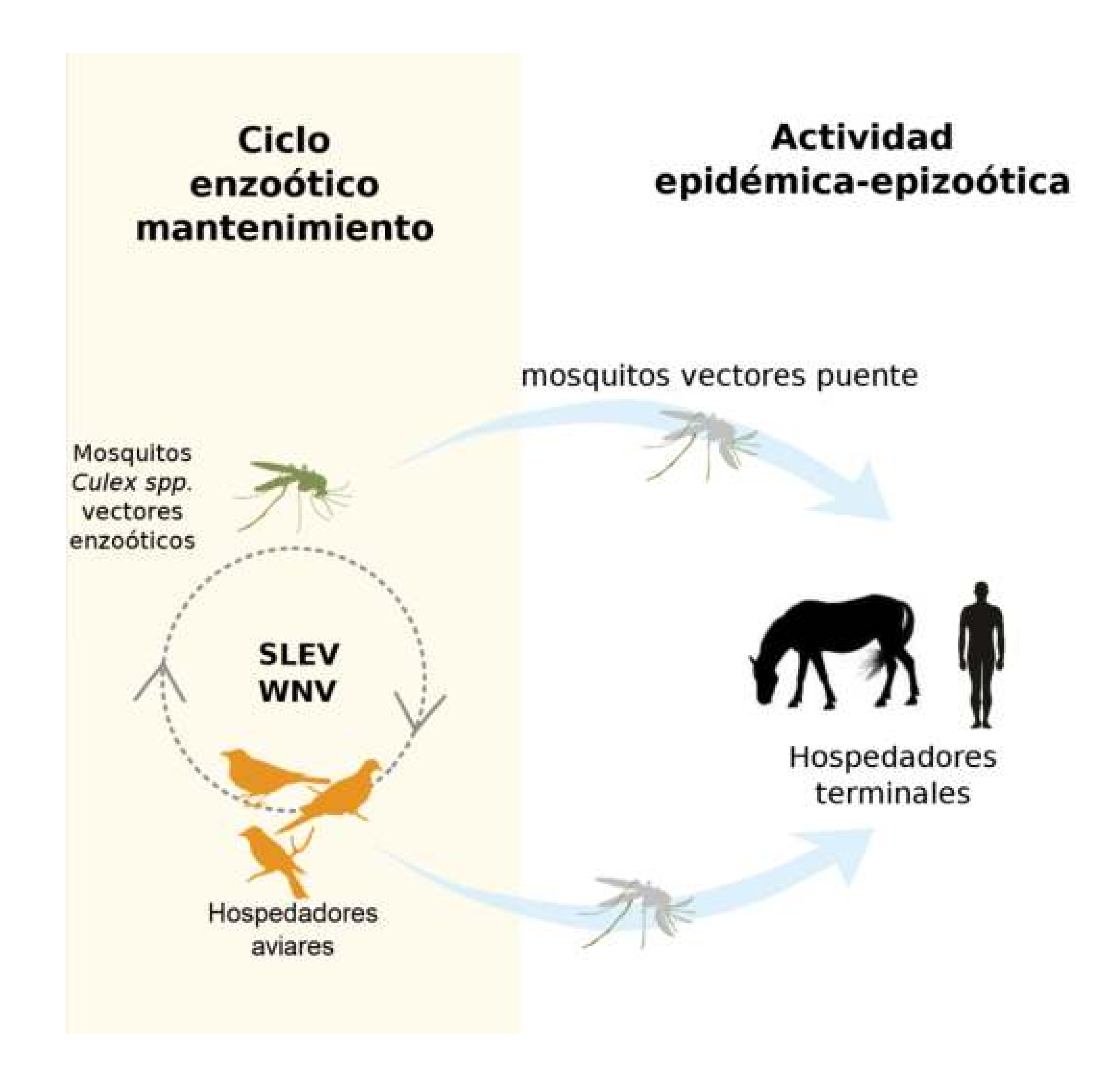


Figura 5: Ciclos biológicos de mantenimiento y amplificación para los flavivirus *Encefalitis St. Louis y West Nile.*

Las manifestaciones clínicas resultantes de la infección con SLEV pueden agruparse en tres síndromes: encefalitis (incluyendo meningoencefalitis y encefalomielitis), meningitis y cefalea febril. La mayoría de las infecciones no producen enfermedad clínica, y los individuos infectados raramente experimentan más que un malestar general de corta duración con recuperación espontánea. La severidad de la enfermedad se incrementa con la edad, siendo las personas mayores de 60 años las más susceptibles. Para Argentina, la seroprevalencia en humanos oscila entre un 10 % a más del 50 % dependiendo del lugar geográfico. El registro de casos clínicos fue escaso hasta la década del 2000 donde el SLEV comienza a emerger como agente etiológico de encefalitis con la ocurrencia en la provincia de Córdoba del primer brote por SLEV notificado en Sudamérica (Spinsanti *et al*., 2008). En los años siguientes, y como resultado de una vigilancia más intensificada, se notificaron brotes de distinta magnitud y casos aislados en otras provincias como Entre Ríos, Santa Fe, Buenos Aires, y San Juan (Fabbri *et al*., 2011; Seijo *et al*., 2011). Durante el año 2015 se registraron un total de 7 casos (Buenos Aires, Córdoba y San Luis) (MSN, 2015). Las causas de esta emergencia en la zona central de Argentina podrían estar asocia-

das con la introducción y circulación de una nueva cepa con mayor potencial virémico y patogénico (Diaz *et al*., 2011; 2012; Rivarola *et al*., 2014) como así también a los aumentos en las poblaciones de la paloma torcaza (*Z. auriculata*), hospedadora del SLEV.

Virus West Nile (WNV)

El WNV fue aislado de un individuo enfermo en el distrito de West Nile, Uganda, África. Está ampliamente distribuido en África, Europa, y Asia y desde 1999 se ha introducido en el continente americano. Los estudios moleculares, basados en el análisis de secuencias nucleotídicas, indican la existencia de al menos cinco linajes diferentes (May *et al*., 2011). Los agrupamientos filogenéticos no se correlacionan con la distribución geográfica indicando la existencia de un movimiento importante de cepas virales, que podrían estar siendo intercambiadas por el flujo migratorio de aves. Por otro lado, la mayoría de las epidemias importantes de encefalitis en humanos fueron ocasionadas por cepas del WNV pertenecientes al linaje 1 y recientemente al linaje 2 principalmente en Europa (Donadieu *et al*., 2013; Chancey *et al*., 2015). El WNV tiene un rango muy amplio de hospedadores y vectores; ha sido aislado de más de 300 especies de aves, muchas de las cuales desarrollan enfermedad neurológica fatal (Chancey *et al*., 2015). El WNV es mantenido en la naturaleza a través de un ciclo biológico de transmisión entre mosquitos vectores *Culex* spp. y aves Paseriformes como hospedadores. El hombre y otros vertebrados como el caballo pueden infectarse de forma accidental, pero por su reducida viremia, no intervienen en la propagación del virus. En los EE.UU., donde los aspectos ecológicos del virus han sido más estudiados, las especies de mosquitos más importantes son *Cx. pipiens*, *Cx. restuans* Theobald, *Cx. quinquefasciatus*, *Cx. nigripalpus* y *Cx. tarsalis* (Turell *et al*., 2005). Otras como *Ae. albopictus* y *Aedes vexans* (Meigen) son consideradas vectores potenciales. En cuanto a los hospedadores, las principales especies son el zorzal americano (*Turdus migratorius* (Linneo)), el cardenal norteño (*Cardinalis cardinalis* (Linneo)), el gorrión (*P. domesticus*), el arrendajo azul (*Cyanocita cristata* (Linneo)), la calandria norteña (*Mimus polyglottos* (Linneo)), arrendajo del oeste (*Aphelocoma californica* (Vigors)), el cuervo americano (*C. brachyrhynchos*) y la urraca de pico negro (*Pica hudsonia* (Sabine)) (Kilpatrick *et al*., 2007) (Fig. 5). La transmisión vertical del mosquito hembra infectado a su descendencia también contribuye al mantenimiento del virus, como un mecanismo de hibernación importante principalmente en áreas templadas (Anderson y Main, 2006). Por otra parte, se han demostrado vías alternativas de transmisión a través de transfusiones de sangre, trasplante de órganos, vía intrauterina, lactancia y por accidentes con agujas infectadas. Todos los componentes sanguíneos se infectan, por lo tanto es necesario el control en bancos de sangre para este virus (Lanteri *et al*., 2014).

Las epidemias por WNV ocurren en la actualidad de manera regular en Europa y en la cuenca del Mediterráneo (Rizzoli *et al*., 2015). En EE.UU., desde 1999, se han reportado más de 30.000 personas afectadas por el WNV (Roehrig, 2013). En Latinoamérica, el comportamiento eco-epidemiológico de este virus ha sido muy diferente. Los casos humanos y mortandad de aves/equinos han sido escasos y esporádicos, sin detectarse ninguna epidemia/epizootia de magnitud al presente. En Argentina, se registró su presencia en 2006, cuando 3 caballos murieron de encefalitis causada por este virus en establecimientos rurales de la provincia de Buenos Aires y Entre Ríos (Morales *et al*., 2006). Sin embargo, los estudios de seroprevalencia en poblaciones silvestres de aves del centro-norte de Argentina demostraron su actividad en 2004 (Díaz *et al*., 2008a). En 2010 se detectó un pequeño brote en equinos en la localidad de Vicuña Mackenna (provincia de Córdoba). Otros estudios serológicos han demostrado infección en equinos de diferentes provincias (Santa Fe, Córdoba, Buenos Aires, Santiago del Estero) (Tauro *et al*., 2012a). Son pocos los datos disponibles respecto a la actividad del WNV en humanos, sin embargo en los últimos años se han registrado casos aislados de encefalitis y síndromes febriles por este virus en las provincias de Buenos Aires, Chaco, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, Santa Fe y Santiago del Estero. En el año 2016 se notificó un caso de meningoencefalitis en la ciudad de San Nicolás, Buenos Aires (MSN 2016). Debido a la reciente introducción y a la falta de investigaciones en cuanto a vectores y hospedadores, la eco-epidemiología del WNV en Argentina como en el resto de América (a excepción de los EE.UU.) es completamente desconocida.

Virus Zika (ZIKV)

El ZIKV fue aislado por primera vez en 1947 de un mono en la selva Zika (Kampala, Uganda), sin embargo cinco años después fue aislado en humanos de Uganda y Tanzania. Su actividad fue registrada en África (Burkina Faso, Camerún, República Centroafricana, Egipto, Etiopia, Gabón, Costa de Marfil, Kenia, Nigeria, Senegal, Sierra Leona, Somalia, Tanzania, Uganda), Asia (India, Indonesia, Mala-

sia, Filipinas, Tailandia, Vietnam) y Oceanía e Islas del Pacífico (Micronesia/Islas Yap, Polinesia Francesa, Nueva Caledonia, Islas Cook e Islas de Pascuas) (Ioos *et al*., 2014). Los primeros casos por ZIKV en continente americano se detectaron a principios de 2014 en Brasil. El ZIKV recibió poca atención hasta su emergencia en 2007 cuando provocó una epidemia de casos febriles en las Islas Yap (Duffy *et al*., 2009) y una epidemia aún mayor en la Polinesia Francesa en 2013, donde se lo asoció con un incremento de casos del Síndrome de Guillain-Barré y casos de microcefalia (Cao-Lormeau *et al*., 2014). Su potencial patógeno y epidémico se está revelando en la actualidad en los estados del nordeste brasileño con el alarmante incremento de casos de microcefalia. En el estado de Pernambuco, uno de los estados mas afectados, se registró un aumento de 77 veces en los casos de microcefalia con respecto a años previos a la introducción del virus (ECDC, 2015). Si bien no corroborada la causalidad de la infección viral con respecto a la microcefalia varias evidencias la sugieren: aislamiento de ZIKV en fetos abortados, madres infectadas que dieron a luz niños con microcefalia, transmisión trasplacentaria del virus y co-ocurrencia espacial y temporal entre actividad viral y casos de microcefalia (Tetro, 2016).

Debido a que es un virus de importancia epidemiológica reciente, la ecología y biología de este virus es poco conocida. El mantenimiento en nichos selváticos se cree que ocurre principalmente a través de transmisión vectorial de mosquitos *Aedes* (*Ae. aegypti*, *Ae. africanus*, *Ae. albopictus*, *Ae. apicoargenteus* (Theobald), *Ae. furcifer* Edwards, *Ae. luteocephalus*, *Ae. polynesiensis* Marks, y *Ae. vitattus* (Bigot) y primates u otros mamíferos (Hayes, 2009). Numerosas evidencias ecológicas, epidemiológicas y experimentales apuntan a *Ae. aegypti* como el principal vector urbano en países asiáticos. Durante la epidemia en las Islas Yap, *Aedes hensilii* Farner fue el mosquito predominante en las colectas entomológicas. Sin embargo, el ZIKV no logró ser aislado de mosquitos durante la epidemia (Duffy *et al*., 2009). Anticuerpos contra ZIKV han sido detectados en una gran variedad de animales como mamíferos grandes (primates, zebras, elefantes) y roedores.

La infección por ZIKV en humanos provoca sintomatología similar a aquella causada por DENV y CHIKV, diferenciándose por la alta frecuencia de conjuntivitis, poco dolor articular y baja fiebre (<38 ºC). Los síntomas aparecen luego de un período de incubación de unos pocos días (2-12 días) luego de la picadura del vector (Duffy *et al*., 2009; Ioos *et al*., 2014; Oehler *et al*., 2014). Durante la epidemia de ZIKV en Polinesia Francesa fueron notificados 72 casos severos con síntomas de alteración neurológica, entre ellos, 40 fueron diagnosticados como Síndrome de Guillain-Barré (Oehler *et al*., 2014). Como se mencionó anteriormente, en la actualidad se está estudiando el nexo entre casos de microcefalia en recién nacidos y la infección trasplacentaria por ZIKV (Schuler-Faccini *et al*., 2016).

En Argentina se confirmó 1 caso de transmisión local (Córdoba) y 17 casos importados (MSN, 2016).

1. Adamo MP y Contigiani MS. 2013. Introducción a los métodos de diagnóstico virológico. En: Adamo MP y Contigiani MS, eds. Virología Médica *in vivo*. Córdoba, Argentina: Editorial Brujas. pp. 65-72.
2. Adamo MP, Aguilar JJ, Contigiani MS, Isa MB. 2013. Métodos clásicos de diagnostico virológico. En: Adamo MP y Contigiani MS, eds. Virología Médica *in vivo*. Córdoba, Argentina: Editorial Brujas. pp. 73-88.
3. Aguilar PV, Estrada-Franco JG, Navarro-Lopez R, Ferro C, Haddow AD, Weaver SC. 2011. Endemic Venezuelan equine encephalitis in the Americas: hidden under the dengue umbrella. Future Virol. 6: 721-740.
4. Anderson JF, Main AJ. 2006. Importance of vertical and horizontal transmission of West Nile virus by *Culex pipiens* in the Northeastern United States. J Infect Dis. 194: 1577-1579.
5. Antonis AF, Kortekaas J, Kant J, Vloet RP, Vogel-Brink A, Stockhofe N, Moormann RJ. 2013. Vertical transmission of Rift Valley fever virus without detectable maternal viremia. Vector Borne Zoonotic Dis. 13: 601-606.
6. Aviles G, Paz MV, Rangeon G, Ranaivoarisoa MY, Verzeri N, Roginski S, Baroni P, Enria D. 2003. Laboratory surveillance of dengue in Argentina, 1995-2001. Emerg Infect Dis. 9: 738-742.
7. Barrett AD, Monath TP. 2003. Epidemiology and ecology of yellow fever virus. Adv Virus Res. 61: 291-315.
8. Bianchi TI, Aviles G, Monath TP, Sabattini MS. 1993. Western equine encephalomyelitis: virulence markers and their epidemiologic significance. Am J Trop Med Hyg.49: 322-328.
9. Bianchi TI, Avilés G, Sabattini MS. 1997. Biological characteristics of an enzootic subtype of western equine encephalomyelitis virus from Argentina. Acta Virol. 41:13-20.
10. Briese T, Calisher CH, Higgs S. 2013. Viruses of the family Bunyaviridae: are all available isolates reassortants?. Virology. 446: 207-16.
11. Brown CR, Strickler SA, Moore AT, Knutie SA, Padhi A, Brown MB, Young GR, O'Brien VA, Foster JE, Komar N. 2010. Winter ecology of Buggy Creek virus (*Togaviridae*, *Alphavirus*) in the Central Great Plains. Vector Borne Zoonotic Dis. 10: 355-363.
12. Caglioti C, Lalle E, Castilletti C, Carletti F, Capobianchi MR, Bordi L. 2013. Chikungunya virus infection: an overview. New Microbiol. 36: 211-227.
13. Cámara A, Díaz G, Vega V, Basualdo M, Contigiani M. 2003. Seroprevalence of antibodies to Venezuelan equine encephalitis complex (subtypes IAB and VI) in humans from General Belgrano Island, Formosa, Argentina. Rev Inst Med Trop S Paulo. 45: 201-204.
14. Cao-Lormeau VM, Roche C, Teissier A, Robin E, Berry AL, Mallet HP, Sall AA, Musso D. 2014. Zika virus, French Polynesia, South Pacific, 2013. Emerg Infect Dis. 20: 1085-1086.
15. Carrera JP, Forrester N, Wang E, Vittor AY, Haddow AD, López-Vergès S, Abadía I, Castaño E, Sosa N, Báez C, Estripeaut D, Díaz Y, Beltrán D, Cisneros J, Cedeño HG, Travassos da Rosa AP, Hernandez H, Martínez-Torres AO, Tesh RB, Weaver SC. 2013. Eastern equine encephalitis in Latin America. N Engl J Med. 369:732-744.
16. Chancey C, Grinev A, Volkova E, Rios M. 2015. The global ecology and epidemiology of West Nile virus. Biomed Res Int. 376230.
17. Coffey LL, Forrester N, Tsetsarkin K, Vasilakis N, Weaver SC. 2013. Factors shaping the adaptive landscape for arboviruses: implications for the emergence of disease. Future Microbiol. 8:155-176.
18. Coffey LL, Failloux AB, Weaver SC. 2014. Chikungunya virus-vector interactions. Viruses. 11: 4628-4663.
19. Contigiani MS, de Basualdo M, Cámara A, Ramírez A, Díaz G, González D, Medeot S, Osuna D. 1993. Presence of antibodies against Venezuelan equine encephalitis virus subtype VI in patients with acute febrile illness. Rev Argent Microbiol. 14: 212-220.
20. de Almeida MA, Dos Santos E, da Cruz Cardoso J, da Fonseca DF, Noll CA, Silveira VR, Maeda AY, de Souza RP, Kanamura C, Brasil RA. 2012. Yellow fever outbreak affecting *Alouatta* populations in southern Brazil (Rio Grande do Sul State), 2008-2009. Am J Primatol. 74: 68-76.
21. de Novaes Oliveira R, Iamamoto K, Silva ML, Achkar SM, Castilho JG, Ono ED, Lobo RS, Brandão PE, Carnieli P Jr, Carrieri ML, Kotait I, Macedo CI. 2014. Eastern equine encephalitis cases among horses in Brazil between 2005 and 2009. Arch Virol. 159: 2615-2620.
22. Díaz LA, Albrieu Llinás G, Vázquez A, Tenorio A, Contigiani MS. 2012. Silent circulation of St. Louis encephalitis virus prior to an encephalitis outbreak in Cordoba, Argentina (2005). Plos Negl Trop Dis. 6: e1489.
23. Diaz LA, Flores FS, Beranek M, Rivarola ME, Almirón WR, Contigiani MS. 2013. Transmission of endemic St Louis encephalitis virus strains by local *Culex quinquefasciatus* populations in Cordoba, Argentina. Trans R Soc Trop Med Hyg. 107: 332-334.
24. Diaz LA, Flores FS, Quaglia IA y Contigiani MS. 2016a. Evaluation of Argentinean birds species as amplifying hosts for St. Louis encephalitis virus. En prensa.
25. Diaz LA, Quaglia AI, Konigheim BS, Boris AS, Aguilar JJ, Komar N y Contigiani MS. 2016b. Activity patterns of St. Louis encephalitis and West Nile viruses in free ranging birds during a human encephalitis outbreak in Argentina. Plos One. 11: e0161871.
26. Diaz LA, Komar N, Visintin A, Dantur Juri MJ, Stein M, Lobo Allende R, Spinsanti L, Konigheim B, Aguilar J, Laurito M, Almirón W, Contigiani M. 2008a. West Nile virus in birds, Argentina. Emerg Infect Dis. 14: 689-691.
27. Diaz LA, Nemeth NM, Bowen RA, Almiron WR, Contigiani MS. 2011. Comparison of Argentinean Saint Louis encephalitis virus non-epidemic and epidemic strain infections in an avian model. Plos Negl Trop Dis. 5: e1177.
28. Diaz LA, Occelli M, Almeida FL, Almirón WR, Contigiani MS. 2008b. Eared dove (*Zenaida auriculata*, Columbidae) as host for St. Louis encephalitis virus (*Flaviviridae*, *Flavivirus*). Vector Borne Zoonotic Dis. 8: 277-282.
29. Diaz LA. 2009. Patrones de actividad y estacionalidad del virus St. Louis encephalitis en Córdoba, Argentina. Tesis en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. pp. 167.
30. Donadieu E, Bahuon C, Lowenski S, Zientara S, Coulpier M, Lecollinet S. 2013. Differential virulence and pathogenesis of West Nile viruses. Viruses. 5: 2856-2880.
31. Duffy MR, Chen TH, Hancock WT, Powers AM, Kool JL, Lanciotti RS, Pretrick M, Marfel M, Holzbauer S, Dubray C, Guillaumot L, Griggs A, Bel M, Lambert AJ, Laven J, Kosoy O, Panella A, Biggerstaff BJ, Fischer M, Hayes EB. 2009. Zika virus outbreak on Yap Island, Federated States of Micronesia. N Engl J Med. 360: 2536-2543.
32. Edwards JF. 1994. Cache Valley Virus. Vet Clin North Am. 10: 515-254.
33. European Centre for Disease Prevention and Control. 2015. Rapid risk assessment: Zika virus epidemic in the Americas: potential association with microcephaly and Guillain-Barré syndrome. Stockholm.
34. Fabbri CM, Morales MA, Luppo VC, Cappato Berger F, Salanitro B, Manrique M, Enria D, 2011. Brote de encefalitis de San Luis en la provincia de San Juan, Argentina, 2011. Rev Arg Microb. 43: 89.
35. Gallego S, Re V. 2013. Técnicas moleculares de diagnóstico virológico: amplificación de ácidos nucleicos. En: Adamo MP y Contigiani MS Eds. Virología médica In Vivo. Córdoba, Argentina: Editorial Brujas. pp. 89-98.
36. Gardner CL, Ryman KD. 2010. Yellow fever: a reemerging threat. Clin Lab Med. 30: 237-260.
37. Gaudino NM. 1916. Dengue. Revista de Sanidad Militar Argentina. 15: 617-627.
38. Go YY, Balasuriya UB, Lee CK. 2014 Zoonotic encephalitides caused by arboviruses: transmission and epidemiology of alphaviruses and flaviviruses. Clin Exp Vaccine Res. 1: 58-77.
39. Gorodner JO, Seijo A, Payes MF, Robles B, Basualdo C, Pacce M, Botinelli O, Alonso JM, Boffi R. 2000. Circulación de virus dengue en el nordeste argentino. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de las Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. Disponible en: http://www.unne.edu.ar/cyt/2000/cyt.htm.
40. Griffin DE. 2007. Alphaviruses. En: Knipe DM, HowleyPM, eds. Fields Virology, 5th Edition. Lippincott Williams and Wilkins: Philadelphia. pp. 1024-1067.
41. Groseth A, Wollenberg KR, Mampilli V, Shupert T, Weisend C, Guevara C, Kochel TJ, Tesh RB, Ebihara H. 2015. Spatiotemporal analysis of Guaroa virus diversity, evolution, and spread in South America. Emerg Infect Dis. 21: 460-463.
42. Hassan HK, Cupp EW, Hill GE, Katholi CR, Klingler K, Unnasch TR. 2003. Avian host preference by vectors of eastern equine encephalomyelitis virus. Am J Trop Med Hyg. 69: 641-647.
43. Hawley RJ, Eitzen EM Jr. 2001. Biological weapons – a primer for microbiologists. Annu Rev Microbiol. 55: 235-253.
44. Hayes EB. 2009. Zika virus outside Africa. Emerg Infect Dis. 15: 1347-1350.
45. Higgs S. y Beaty BJ. 2005. Natural cycles of vector-borne pathogens. En: Marquardt W. eds. Biology of disease vectors. EE.UU: Academic Press. pp. 167-186.
46. Hollidge BS, González-Scarano F, Soldan SS. 2010. Arboviral encephalitides: transmission, emergence, and pathogenesis. J Neuroimmune Pharmacol. 5: 428-442.
47. Holzmann I, Agostini I, Areta JI, Ferreyra H, Beldomenico P, Di Bitetti MS. 2010. Impact of yellow fever outbreaks on two howler monkey species (*Alouatta guariba clamitans* and *A. caraya*) in Misiones, Argentina. Am J Primatol. 72: 475-480.
48. Horne KM, Vanlandingham DL. 2014. Bunyavirus-vector interactions. Viruses. 6: 4373-4397.

49. Hubálek Z, Rudolf I, Nowotny N. 2014. Arboviruses pathogenic for domestic and wild animals. Adv Virus Res. 89: 201-275.
50. International Committee on Taxonomy of Viruses. 2014. Disponible en: http://www.ictvonline.org/virusTaxonomy.asp.
51. Ioos S, Mallet HP, Leparc Goffart I, Gauthier V, Cardoso T, Herida M. 2014. Current Zika virus epidemiology and recent epidemics. Med Mal Infect. 44: 302-307.
52. Karabatsos N. 1985. International catalogue of arboviruses including certain other viruses of vertebrates. Am Soc of Trop Med Hyg. San Antonio, Texas, USA.
53. Kenney JL, Brault AC. 2014. The role of environmental, virological and vector interactions in dictating biological transmission of arthropod-borne viruses by mosquitoes. Adv Virus. 89: 39-83.
54. Kilpatrick AM, Ladeau SL, Marra PP. 2007. The ecology and impact of West Nile virus in the Western Hemisphere. Auk. 124: 1121-1136.
55. Komar N, Dohm DJ, Turell MJ, Spielman A. 1999. Eastern equine encephalitis virus in birds: relative competence of European starlings (*Sturnus vulgaris*). Am J Trop Med Hyg. 60: 387-391.
56. Komar N, Langevin S, Hinten S, Nemeth N, Edwards E, Hettler D, Davis B, Bowen R, Bunning M. 2003. Experimental infection of North American birds with the New York 1999 strain of West Nile virus. Emerg Infect Dis. 9: 311-322.
57. Kuno G. 1995. Review of the factors modulating dengue transmission Epidemiol Rev. 17: 321-335.
58. Labuda M, Nuttall PA. 2004. Tick-borne viruses. Parasitology. 129 (Suppl): S221-245.
59. Lam SK, Burke D, Gubler D, Méndez-Gálvan J, Thomas L. 2012. Call for a World Dengue Day. The Lancet. 379: 411-412.
60. Lanteri MC, Lee TH, Wen L, Kaidarova Z, Bravo MD, Kiely NE, Kamel HT, Tobler LH, Norris PJ, Busch MP. 2014. West Nile virus nucleic acid persistence in whole blood months after clearance in plasma: implication for transfusion and transplantation safety. Transfusion. 54: 3232-3241.
61. Le Flohic G, Porphyre V, Barbazan P, Gonzalez JP. 2013. Review of climate, landscape, and viral genetics as drivers of the Japanese encephalitis virus ecology. Plos Negl Trop Dis.7: e2208.
62. Leisnham PT, Juliano SA. 2012. Impacts of climate, land use, and biological invasion on the ecology of immature *Aedes* mosquitoes: implications for La Crosse emergence. Ecohealth. 9: 217-228.
63. Lourenço de Oliveira R, Rua AV, Vezzani D, Willat G, Vazeille M, Mousson L, Failloux AB. 2013. *Aedes aegypti* from temperate regions of South America are highly competent to transmit dengue virus. BMC Infect Dis. 13: 610.
64. Lwande OW, Obanda V, Bucht G, Mosomtai G, Otieno V, Ahlm C, Evander M. 2015. Global emergence of Alphaviruses that cause arthritis in humans. Infect Ecol Epidemiol. 5:29853.
65. Maclachlan NJ. 2011. Bluetongue: history, global epidemiology, and pathogenesis. Prev Vet Med. 102: 107-111.
66. May FJ, Davis CT, Tesh RB, Barrett AD. 2011. Phylogeography of West Nile virus: from the cradle of evolution in Africa to Eurasia, Australia, and the Americas. J Virol. 85: 2964-2974.
67. McLean RG, Bowen GS. 1980. Vertebrate hosts. En: Monath TP, eds. St. Louis encephalitis. American Publich Health Association: Washington DC. pp. 381-450.
68. McLean RG, Ubico SR, Docherty DE, Hansen WR, Sileo L, McNamara TS. 2001. West Nile virus transmission and ecology in birds. Ann N Y Acad Sci. 951: 54-57.
69. Ministerio de Salud de la Nación. 2009. Boletín de notificación de casos de dengue al 11 de junio de 2009. Disponible en: http://www.msal.gov.ar/images/stories/cofesa/2009/acta-02-09/anexo-5-resumen-plan-dengue-02-09.pdf.
70. Ministerio de Salud de la Nación. 2010a. Enfermedades Infecciosas- Fiebre Amarilla- Guía para el Equipo de Salud N°1 2da.edición. ISSN 1852-1819. Disponible en:
ttp://www.msal.gov.ar/images/stories/epidemiologia/pdf/guia-fiebre-amarilla.pdf.
71. Ministerio de Salud de la Nación. 2010b. Situación de Dengue en Argentina. Parte de prensa Nº 23, con actualización de datos al 30/05/2010. 2010. Disponible en:
http://www.cienciasdelasalud.edu.ar/Dengue-informes/Dengue30052010.pdf.
72. Ministerio de Salud de la Nación. 2011. Casos de Dengue grave en Bolivia y Paraguay y brotes limitados de dengue en Argentina. Disponible en:
http://www.hospitalitaliano.org.ar/intranet/alertas_sanitarias/contenidos/imprimir_noticia.php?id_curso=8706.
73. Ministerio de Salud de la Nación. 2012. Actualización de la situación de vigilancia de dengue en la República Argentina al 08-06-2012. Disponible en:
http://www.msal.gov.ar/dengue/images/stories/partes_dengue/parte74.pdf.
74. Ministerio de Salud de la Nación. 2013a. Enfermedades Infecciosas –Dengue-Diagnóstico de Dengue. Guía para el equipo de salud N°2 (3ra.edición). ISSN 1852-1819 / ISSN 1852-219X (en línea). Disponible en: http://www.msal.gob.ar/images/stories/epidemiologia/pdf/guia-dengue.pdf.
75. Ministerio de Salud de la Nación. 2013b. Boletín integrado de Vigilancia. Nro. 200. SE52. 2013. Disponible en:
http://www.msal.gob.ar/images/stories/boletines/Boletin%20Integrado%20De%20Vigilancia%20N200-SE52.pdf.
76. Ministerio de Salud de la Nación. 2014. Boletín integrado de Vigilancia. Nro. 240. SE53. Disponible en:
http://www.msal.gob.ar/images/stories/boletines/Boletin-Integrado-De-Vigilancia-N240-SE53.pdf.
77. Ministerio de Salud de la Nación. 2015. Boletín integrado de Vigilancia. Nro. 290. SE51.Disponible en:
http://www.msal.gob.ar/images/stories/boletines/boletin_integrado_vigilancia_n290-se51.pdf.
78. Ministerio de Salud de la Nación. 2016. Boletín integrado de Vigilancia. Nro. 306. Se16.
http://www.msal.gob.ar/images/stories/boletines/Boletin-Integrado-De-Vigilancia-N306-SE16.pdf.
79. Monath TP, Vasconcelos PF. 2015. Yellow fever. J Clin Virol. 64: 160-173.
80. Morales MA, Barrandeguy M, Fabbri C, Garcia JB, Vissani A, Trono K, Gutierrez G, Pigretti S, Menchaca H, Garrido N, Taylor N, Fernandez F, Levis S, Enría D. 2006. West Nile virus isolation from equines in Argentina, 2006. Emerg Infec Dis. 12: 1559-1561.
81. Moreno ES, Agostini I, Holzmann I, Di Bitetti MS, Oklander LI, Kowalewski MM, Beldomenico PM, Goenaga S, Martínez M, Lestani E, Desbiez ALj, Miller P. 2015. Yellow fever impact on brown howler monkeys (*Alouatta guariba clamitans*) in Argentina: a metamodelling approach based on population viability analysis and epidemiological dynamics. Mem Inst Oswaldo Cruz. 110: 865-876.
82. Morris CD. 1988. Eastern equine encephalomyelitis. En: Monath TP, eds. The Arboviruses: Epidemiology and Ecology, vol 3. Boca Raton, FL: CRC Press. pp. 1-20.
83. Muñoz M, Navarro JC. 2012. Mayaro: a reemerging Arbovirus in Venezuela and Latin America. Biomedica. 32: 286-302.
84. Nisalak A. 2015. Laboratory diagnosis of dengue virus infections. Southeast Asian J Trop Med Public Health. 46: 55-76.
85. Normile D. 2013. Surprising new dengue virus throws a spanner in disease control efforts. Science. 342: 415.
86. Oehler E, Watrin L, Larre P, Leparc-Goffart I, Lastere S, Valour F, Baudouin L, Mallet H, Musso D, Ghawche F. 2014. Zika virus infection complicated by Guillain-Barrée syndrome— case report, French Polynesia, December 2013. Euro Surveill. 19: 20720.
87. Oncü S. 2013. Crimean-Congo hemorrhagic fever: an overview. Virol Sin. 28: 193-201.
88. Palacios G, Tesh R, Travassos da Rosa A, Savji N, Sze W, Jain K, Serge R, Guzman H, Guevara C, Nunes MR, Nunes-Neto JP, Kochel T, Hutchison S, Vasconcelos PF, Lipkin WI. 2011. Characterization of the Candiru antigenic complex (Bunyaviridae: Phlebovirus), a highly diverse and reassorting group of viruses affecting humans in tropical America. J Virol. 85: 3811-3820.
89. Pastula DM, Hoang Johnson DK, White JL, Dupuis AP 2nd, Fischer M, Staples JE. 2015. Jamestown Canyon Virus Disease in the United States 2000-2013. Am J Trop Med Hyg. 93: 384-389.
90. Pierson TC and Diamon MS. 2013. Flaviviruses. En: Knipe DM. y Howley P, eds. Field Virology. Nueva York, EEUU: Wolter Kruger and Lipincott. pp. 747-749.
91. Pinheiro FP, Travassos da Rosa AP, Travassos da Rosa JF, Ishak R, Freitas RB, Gomes ML, LeDuc JW, Oliva OF. 1981. Oropouche virus. I. A review of clinical, epidemiological and ecological findings. Am J Trop Med Hyg. 30: 149-160.
92. Pisano MB, Dantur MJ, Ré VE, Díaz LA, Farías A, Sánchez Seco MP, Tenorio A, Almirón WR, Contigiani MS. 2010a. Cocirculation of Rio Negro Virus (RNV) and Pixuna Virus (PIXV) in Tucumán province, Argentina. Trop Med Int Health. 7: 865-868.
93. Pisano MB, Ré VE, Díaz LA, Farías A, Stein M, Sanchez-Seco MP, Tenorio A, Almirón WR, Contigiani MS. 2010b. Enzootic activity of pixuna and Rio Negro viruses (Venezuelan Equine Encephalitis complex) in a neotropical region of Argentina.Vector Borne Zoonotic Dis. 2: 199-201.
94. Plyusnin A, Beaty BJ, Elliott RM, Goldbach R, Kormelink R, Lundkvist A, Tesh RB. 2012. Bunyaviridae. En: King AMQ, Adams ML, Carstens EB, Lefkowits EJ, eds. Virus taxonomy: ninth report of the International

Committee on Taxonomy of Viruses. London, United Kingdom: Elsevier Academic Press. pp. 725-741.
95. Powers AM. 2015. Risks to the Americas associated with the continued expansion of chikungunya virus. J Gen Virol. 96 (Pt 1): 1-5.
96. Reisen WK, Barker CM, Carney R, Lothrop HD, Wheeler SS, Wilson JL, Madon MB, Takahashi R, Carroll B, Garcia S, Fang Y, Shafii M, Kahl N, Ashtari S, Kramer V, Glaser C, Jean C. 2006. Role of corvids in epidemiology of west Nile virus in southern California. J Med Entomol. 43: 356-367.
97. Reisen WK, Chiles RE, Martinez VM, Fang Y, Green EN. 2003. Experimental infection of California birds with western equine encephalomyelitis and St. Louis encephalitis viruses. J Med Entomol. 40: 968-982.
98. Reisen WK. 2003. Epidemiology of St. Louis encephalitis virus. Adv Virus Research. 61: 139-183.
99. ReisenWK, Monath TP. 1989. Western equine encephalomyelitis. En: Monath TP, eds. The Arboviruses: Epidemiology and Ecology, vol 3. Boca Raton, FL: CRC Press. pp. 89-137.
100. Rezza G. 2014. Dengue and chikungunya: long-distance spread and outbreaks in naïve areas. Pathog Glob Health. 108: 349-355.
101. Rivarola ME, Tauro LB, Llinás GA, Contigiani MS. 2014. Virulence variation among epidemic and non-epidemic strains of Saint Louis encephalitis virus circulating in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 109: 197-201.
102. Rizzoli A, Jimenez-Clavero MA, Barzon L, Cordioli P, Figuerola J, Koraka P, Martina B, Moreno A, Nowotny N, Pardigon N, Sanders N, Ulbert S, Tenorio A. 2015. The challenge of West Nile virus in Europe: knowledge gaps and research priorities. Euro Surveill. 20: 21135.
103. Roehrig JT. 2013. West nile virus in the United States - a historical perspective. Viruses. 5: 3088-3108.
104. Sabattini MS, Avilés G, Monath TP. 1998. Historical, epidemiological and ecological aspects of arboviruses in Argentina: Togaviridae, Alphavirus. En: Travassos da Rosa APA, Vasconcelos PFC, Travassos da Rosa JFS, eds. Overview of arbovirology in Brazil and neighbouring countries. Belém: Instituto Evandro Chagas. pp. 135-152.
105. Schmaljohn CS y Nichol ST. 2007. Bunyaviridae. En: Knipe DM y Howley PM, eds. Fields Virology, 5th edn. Philadelphia, PA: Lippincott Williams & Wilkins. pp. 1741-1789.
106. Schuler-Faccini L, Ribeiro EM, Feitosa IM, Horovitz DD, Cavalcanti DP, Pessoa A, Doriqui MJ, Neri JI, Neto JM, Wanderley HY, Cernach M, El-Husny AS, Pone MV, Serao CL, Sanseverino MT, Brazilian Medical Genetics Society–Zika Embryopathy Task Force. 2016. Possible Association Between Zika Virus Infection and Microcephaly - Brazil, 2015. Morb Mortal Wkly Rep. 65: 59-62.
107. Schweigmann N, Vezzani D, Orellano P, Kuruc J, Boffi R. 2004. *Aedes albopictus* in an area of Misiones, Argentina. Rev Saude Pública. 38: 136-138.
108. Scott TW. 1988. Vertebrate host ecology. En: Monath TP, eds. The Arboviruses: Epidemiology and Ecology, vol 3. CRC Press: Boca Raton, FL. pp. 257-280.
109. Scott TW, Weaver SC. 1989. Eastern equine encephalomyelitis virus: epidemiology and evolution of mosquito transmission. Adv Virus Res. 37: 277-328.
110. Seijo A, Morales A, Poustis G, Romer Y, Efron E, Vilora G, Lloveras S, Giamperetti S, Puente T, Monroig J, Luppo V, Enría D. 2011. Epidemia de St. Louis encephalitis virus en el area metropolitan de Buenos Aires. Medicina.71: 211-217.
111. Solomon T, Mallewa M. 2001. Dengue and other emerging flaviviruses. J Infect. 42: 104-115.
112. Spinsanti LI, Díaz LA, Glatstein N, Arselán S, Morales MA, Farías AA, Fabbri C, Aguilar JJ, Ré V, Frías M, Almirón WR, Hunsperger E, Siirin M, Da Rosa AT, Tesh RB, Enría D, Contigiani M. 2008. Human outbreak of St. Louis encephalitis detected in Argentina, 2005. J Clin Virol. 42: 27-33.
113. Steele KE, Twenhafel NA. 2010. Pathology of animal models of alphavirus encephalitis.Vet Pathol. 5: 790-805.
114. Tatem AJ, Hay SI, Rogers DJ. 2006. Global traffic and disease vector dispersal. Proc Natl Acad Sci USA. 103: 6242-6247.
115. Tauro LB, Diaz LA, Almirón WR, Contigiani MS. 2009. Infection by Bunyamwera virus (Orthobunyavirus) in free ranging birds of Cordoba city (Argentina). Vet Microbiol. 139: 153-155.
116. Tauro L, Marino B, Diaz LA, Lucca E, Gallozo D, Spinsanti L, Contigiani M. 2012a. Serological detection of St. Louis encephalitis virus and West Nile virus in equines from Santa Fe, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 107: 553-556.
117. Tauro LB, Venezuela RF, Spinsanti LI, Konigheim BS, Contigiani MS. 2012b. First case of human infection with a Bunyamwera serogroup virus in Argentina. J Clin Virol. 54: 98-99.
118. Tauro LB, Batallan GP, Rivarola ME, Visintin A, Berrón CI, Sousa EC Jr, Diaz LA, Almiron WR, Nunes MR, Contigiani MS. 2015a. Detection of Orthobunyavirus in mosquitoes collected in Argentina. Med Vet Entomol. 29: 338-343.
119. Tauro LB, Rivarola ME, Lucca E, Mariño B, Mazzini R, Cardoso JF, Barrandeguy ME, Teixeira Nunes MR, Contigiani MS. 2015b. First isolation of Bunyamwera virus (Bunyaviridae family) from horses with neurological disease and an abortion in Argentina. Vet J. 206: 111-114.
120. Taylor KG, Paessler S. 2013. Pathogenesis of Venezuelan equine encephalitis. Vet Microbiol. 167: 145-150.
121. Tetro JA. 2016. Zika and microcephaly: causation, correlation, or coincidence?. Microbes Infect. 18: 167-168.
122. Tsetsarkin KA, Vanlandingham DL, McGee CE, Higgs S. 2007. A single mutation in chikungunya virus affects vector specificity and epidemic potential. Plos Pathog. 3: e201.
123. Turell MJ, Dohm DJ, Sardelis MR, Oguinn ML, Andreadis TG, Blow JA. 2005. An update on the potential of north American mosquitoes (Diptera: Culicidae) to transmit West Nile Virus. J Med Entomol. 42: 57-62.
124. Turtle L, Griffiths MJ, Solomon T. 2012. Encephalitis caused by flaviviruses. QJM. 105: 219-223.
125. Vasconcelos HB, Nunes MR, Casseb LM, Carvalho VL, Pinto da Silva EV, Silva M, Casseb SM, Vasconcelos PF. 2011. Molecular epidemiology of Oropouche virus, Brazil. Emerg Infect Dis. 7: 800-6.
126. Vasconcelos PF, Travassos da Rosa AP, Rodrigues SG, Travassos da Rosa ES, Dégallier N, Travassos da Rosa JF. 2001. Inadequate management of natural ecosystem in the Brazilian Amazon region results in the emergence and reemergence of arboviruses. Cad Saúde Públ. 17: 155-164.
127. Vega-Rúa A, Zouache K, Girod R, Failloux AB, Lourenço-de-Oliveira R. 2014. High level of vector competence of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* from ten American countries as a crucial factor in the spread of Chikungunya virus. J Virol. 88: 6294-6306.
128. Vega-Rúa A, Lourenço-de-Oliveira R, Mousson L, Vazeille M, Fuchs S, Yébakima A, Gustave J, Girod R, Dusfour I, Leparc-Goffart I, Vanlandingham DL, Huang YJ, Lounibos LP, Mohamed Ali S, Nougairede A, de Lamballerie X, Failloux AB. 2015. Chikungunya virus transmission potential by local *Aedes* mosquitoes in the Americas and Europe. Plos Negl Trop Dis. 9: e0003780.
129. Vezzani D, Carbajo AE. 2008. *Aedes aegypti, Aedes albopictus*, and dengue in Argentina: current knowledge and future directions. Mem Inst Oswaldo Cruz. 103: 66-74.
130. Weaver SC, Anishchenko M, Bowen R, Brault AC, Estrada-Franco JG, Fernandez Z, Greene I, Ortiz D, Paessler S, Powers AM. 2004a. Genetic determinants of Venezuelan equine encephalitis emergence. Arch Virol. Suppl 18: 43-64.
131. Weaver SC, Ferro C, Barrera R, Boshell J, Navarro JC. 2004b. Venezuelan equine encephalitis. Annu Rev Entomol. 49: 141-174.
132. Weaver SC, Barrett AD. 2004. Transmission cycles, host range, evolution and emergence of arboviral disease. Nat Rev Microbiol. 2: 789-801.
133. Weaver SC, Reisen WK. 2010. Present and future arboviral threats. Antiviral Res. 85: 328-345.
134. Weaver SC, Winegar R, Manger ID, Forrester NL. 2012. *Alphaviruses*: population genetics and determinants of emergence. Antiviral Res. 3: 242-257.
135. Weaver SC. 2014. Arrival of *Chikungunya* virus in the New World: prospects for spread and impact on public health. Plos Negl Trop Dis. 8: e2921.
136. Weaver SC, Forrester NL. 2015. Chikungunya: Evolutionary history and recent epidemic spread. Antiviral Res. 120: 32-39.
137. Wernike K, Conraths F, Zanella G, Granzow H, Gache K, Schirrmeier H, Valas S, Staubach C, Marianneau P, Kraatz F, Höreth-Böntgen D, Reimann I, Zientara S, Beer M. 2014. Schmallenberg virus-two years of experiences. Prev Vet Med. 116: 423-434.
138. White DM, Wilson WC, Blair CD, Beaty BJ. 2005. Studies on overwintering of bluetongue viruses in insects. J Gen Virol. 86: 453-462.
139. Zacks MA, Paessler S. 2010. Encephalitic alphaviruses. Vet Microbiol. 140: 281-286.
140. Zanotti G, De Majo MS, Alem I, Schweigmann N, Campos RE, Fischer S. 2015. New records of *Aedes aegypti* at the southern limit of its distribution in Buenos Aires province, Argentina. J Vector Ecol. 40: 408-411.

Malaria en Argentina

María Julia **Dantur Juri**[1]
Mario **Zaidenberg**[2]

[1]Unidad Ejecutora Lillo (CONICET - FML) y Unidad de Microscopía Espectral (Universidad Nacional de Tucumán-Sistema Provincial de Salud). Hospital Centro de Salud Zenón J. Santillán. San Miguel de Tucumán, Tucumán.
[2]Coordinación Nacional de Control de Vectores, Ministerio de Salud de la Nación. Salta, Salta.

juliadantur@yahoo.com.ar
mozaidenberg@gmail.com

El paludismo, también conocido como malaria o fiebre palustre es una enfermedad parasitaria que afecta a millones de personas en el mundo. Su amplia distribución geográfica, en alrededor de 100 países tropicales y subtropicales, abarcando América Central y Sudamérica, islas del Caribe, África, India, Sureste y Este Medio de Asia y Oceanía, la posicionan como una enfermedad difícil de controlar y más aún de erradicar. Es causada por un parásito unicelular del género *Plasmodium*, que es transmitido de persona a persona por la picadura de un mosquito hembra del género *Anopheles* (Diptera: Culicidae: Anophelinae).

Son numerosas las causas que contribuyeron y contribuyen a que programas de control de malaria hayan fracasado. Entre ellas se pueden citar: problemas administrativos y financieros (que influyeron sobre el desarrollo y la continuidad de los programas de control, llegando a ser interrumpidos sin éxito alguno), problemas técnicos (relacionados con el uso de los insecticidas en las fases inmadura y adulta de los anofelinos y con los cambios fisiológicos en los adultos ante resistencia fisiológica o biológica a los productos anti-maláricos) y por último, los problemas sociales y económicos (con la consiguiente falta de trabajo o desempleo y la migración de las personas a lugares que les brindan dicha oportunidad).

La historia del paludismo en Argentina comprende un período de más de 100 años de evolución hasta la actualidad. A lo largo de este tiempo, los estudios realizados siguieron diferentes líneas de investigación, respondiendo a los escenarios presentes en cada momento. La historia de la enfermedad y de sus vectores se presenta dividida en cuatro etapas, cada una caracterizada por propios enfoques.

Situación actual y tendencias a nivel mundial

A nivel mundial, la malaria afecta a millones de personas. Estimativamente, unos 3,3 billones de personas en 97 países y territorios se encuentran en riesgo de ser infectadas y desarrollar la enfermedad, y 1,2 billones se encuentran en riesgo elevado de contagiarse (>1 en 1.000 de posibilidad de contagiarse de malaria en un año). Durante el año 2014 ocurrieron 198 millones de casos de malaria y 584.000 muertes, lo cual representa una disminución en la incidencia de la enfermedad y de la tasa de mortalidad desde el año 2000 de 30 % y 47 %, respectivamente. El 90 % de todas las muertes por malaria ocurrieron en África, siendo los niños menores de 5 años los que más la padecieron, representando el 78 % de todas las muertes (WHO, 2014).

En 2013, dos países reportaron cero casos autóctonos por primera vez (Azerbaijan y Sri Lanka), y otros diez lograron mantener en cero los casos de malaria (Argentina, Armenia, Iraq, Georgia, Kirguistán, Marruecos, Omán, Paraguay, Turkmenistán y Uzbekistán). Otros cuatro países reportaron anualmente menos de diez casos autóctonos (Argelia, Cabo Verde, Costa Rica y El Salvador) (WHO, 2014).

Los 55 países que registraron disminuciones mayores al 75 % de los casos de incidencia representaron sólo 13 millones (6 %) del total de casos estimados de 227 millones en el año 2000. Sólo cinco países con más de 1 millón de casos estimados en 2000 (Afganistán, Bangladesh, Brasil, Camboya y Papúa Nueva Guinea) son proyectados para lograr

una reducción del 75 % o más en la incidencia de casos de malaria. Esto se debe parcialmente a que el progreso ha sido más rápido en los países con un menor número de casos, pero también a causa de la menor calidad de los datos de vigilancia en países con un mayor número de casos estimados, sobre todo en el África Sub-Sahariana (WHO, 2014).

Situación actual y tendencias en América

En la Región de las Américas, alrededor de 120 millones de personas viven en 21 países con algún riesgo de transmisión de la malaria, de los cuáles 25 millones viven en áreas de alto riesgo. El número de casos confirmados de malaria en la región se redujo de 1,2 millones en 2000 a 427.000 en 2013. Tres países sumaron el 72 % de los casos en 2013, Brasil (42 %), Venezuela (18 %) y Colombia (12 %). Se observaron reducciones mayores al 75 % en la incidencia de los casos de malaria en 13 de los 21 países y áreas con transmisión continua entre 2000 y 2013 (Argentina, Belice, Bolivia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Paraguay, Surinam y Guayana Francesa). Brasil y Colombia están en camino de lograr una disminución del 75 % en la incidencia de casos en 2015. República Dominicana, Panamá y Perú muestran una disminución entre 50-75 % de la incidencia de casos en 2015 (WHO, 2014).

Los aumentos en el número de casos entre 2000 y 2013 se registraron en Guyana Francesa y en Venezuela. En Haití, el número de casos de malaria reportados aumentó, pero no está claro si el aumento es real, o es simplemente debido a cambios en la medida de pruebas diagnóstico y presentación de informes. En América se reportaron 82 muertes debido a la malaria en 2013, representando una disminución de 79 % en comparación con los casos del año 2000. Brasil representa la mitad de las muertes por malaria en la región (WHO, 2014).

Argentina, que está en la fase de eliminación, ha informado cero casos autóctonos desde 2011, y ha iniciado un proceso de certificación de eliminación de la malaria. Paraguay, que se encuentra en la fase de pre-eliminación, ha informado cero casos autóctonos y 11 casos importados desde 2012. Costa Rica reportó dos casos (uno debido a *Plasmodium vivax* Grassi y Feletti y otro a *Plasmodium malariae* Grassi y Feletti) y cuatro casos importados en el 2013. Se espera que Costa Rica y Paraguay lleguen a la fase de eliminación junto a la Argentina. Otros cuatro países incluidos en la fase de pre-eliminación que reportaron menos de 1.000 casos en total fueron Belice, Ecuador, El Salvador y México. Belice, Costa Rica, República Dominicana, El Salvador, Guatemala, Haití, Honduras, México, Nicaragua y Panamá se han unido a una iniciativa regional que tiene como objetivo eliminar la malaria para 2020 (WHO, 2014).

Breve historia de la malaria, sus mosquitos vectores y su control en Argentina. Primera etapa: 1891- 1939

Esta primera etapa, comprendida entre 1891-1939, estuvo enfocada principalmente a las obras de ingeniería ambiental tendientes a controlar la enfermedad y frenar su avance en las provincias en las que se encontraban casos reportados (Zaidenberg, 2015). A comienzos de 1900, los trabajos de Paterson (1911) y los de Cantón (1891; 1893) dieron inicio el estudio de la enfermedad en el país, el primero en la provincia de Jujuy (departamento San Pedro) y el segundo tanto en Tucumán como en varias provincias del norte.

Entre 1900 y 1903 se produjo un brote de malaria en Santiago del Estero debido a la desviación del río Dulce. Álvarez (1923), quién trabajó durante esta epidemia, reportó que la construcción de la represa dio lugar a que brazos del río pasaran frente a la ciudad, creando hábitats favorables para los mosquitos e instalándose así un foco de malaria que se expandió por toda la ciudad y los departamentos cercanos con características alarmantes en su intensidad y dispersión. La tasa de infección de malaria alcanzó un 77,2 % (de 11.409 habitantes, 8.243 se enfermaron). El control de la enfermedad se llevó a cabo mediante el drenaje de los pantanos y la plantación de cientos de *Eucalyptus* sp. en las cercanías de lo que definieron como áreas foco. A esto se sumó la administración de quinina a las personas que presentaban síntomas (Zaidenberg, 2015). En medio de esta epidemia, Delfino (1902) citó en su artículo “Desarrollo y caracteres del paludismo en la ciudad de Santiago del Estero”, la presencia de mosquitos similares a los anofelinos, en los cuáles pudo visualizar gametocitos y cigotos de *Plasmodium* sp.

Autran (1907) citó las especies de mosquitos

conocidas hasta entonces y destacó la importancia de las enfermedades que transmitían, entre las que aparecía la malaria en el noroeste argentino. En 1911, se reglamentó la ley 5.195 de defensa contra la malaria, modelo de ley para el control de una endemia. Ese mismo año, García en su trabajo "Notas de clínica hematológica" citó la gran cantidad de enfermos de malaria en Tucumán, observando en muestras a los parásitos causantes de la enfermedad, *P. vivax*, *P. malariae*, *Plasmodium falciparum* Welch e incluso casos de infecciones mixtas.

Paterson (1911) con "Las fiebres palúdicas en Jujuy" citó a *Anopheles* (*Anopheles*) *pseudopunctipennis* como el principal vector de la malaria en el noroeste de Argentina. Por su parte, el autor llevó a cabo un estudio sobre la historia de la enfermedad en la región, teniendo en consideración datos desde 1876, cuando se realizaron las primeras plantaciones de café y caña de azúcar en las localidades de San Pedro, Ledesma y Calilegua. Paterson hizo referencia a que las fiebres palúdicas denominadas "chucho" afectaron tanto a los trabajadores de las tierras como a los empleados de la compañía. Para tratar de disminuir la cantidad de casos de malaria, se implementaron medidas de ingeniería sanitaria tales como la eliminación de las algas presentes en los sitios de cría de las larvas de mosquitos anofelinos, las cuales, al volver a aparecer en los cuerpos de agua, generaba sistemáticamente un rebrote de la enfermedad (Zaidenberg, 2015). Lahille (1912) y Neiva y Barbará (1916) realizaron importantes aportes al conocimiento de los mosquitos en general y del género *Anopheles* en particular, relacionándolos a estos últimos con la transmisión de la malaria.

De 1915 a 1935 se establecieron oficinas regionales para frenar el avance de la enfermedad en las provincias endémicas del noroeste del país (Fig. 1).

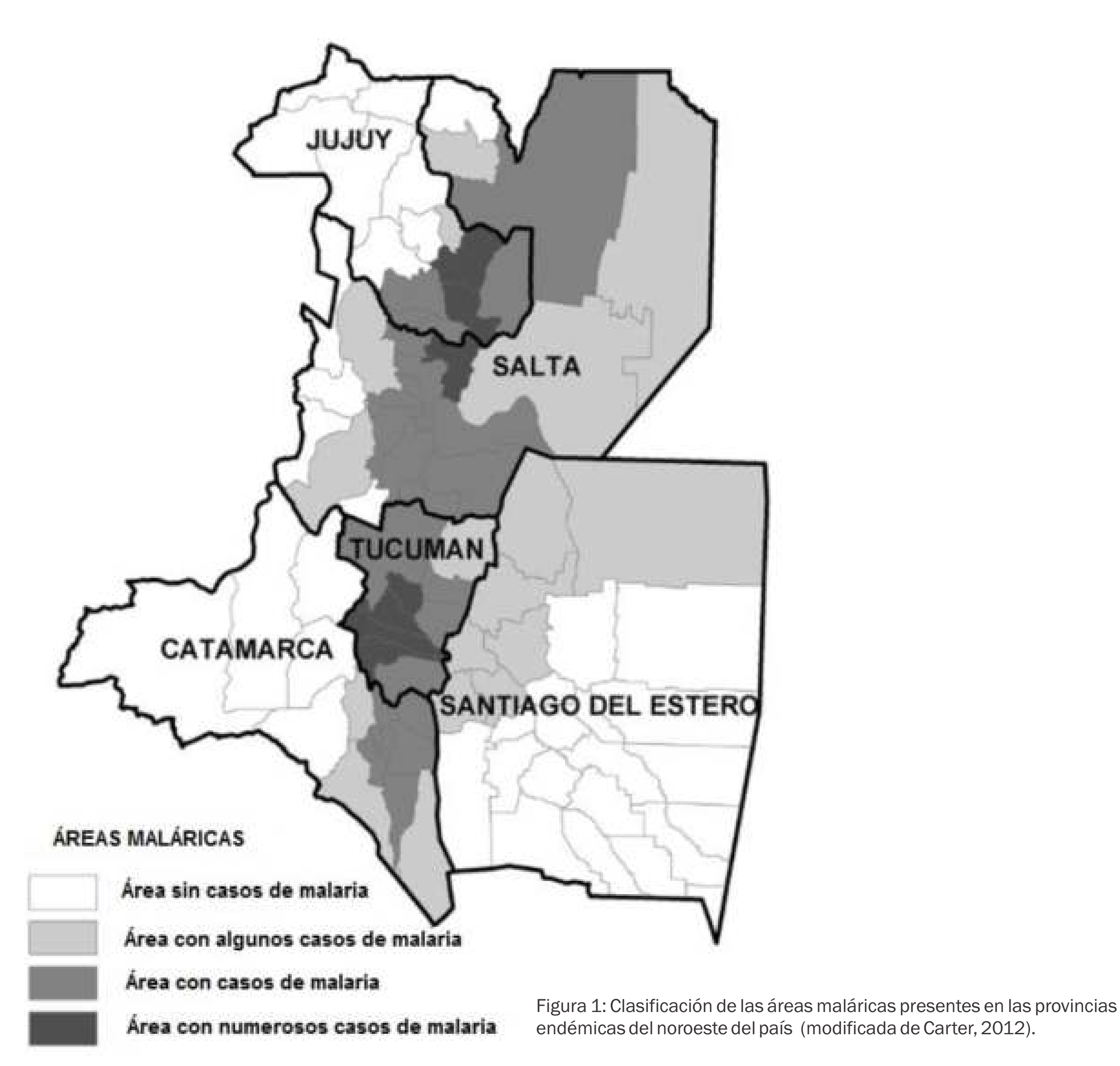


Figura 1: Clasificación de las áreas maláricas presentes en las provincias endémicas del noroeste del país (modificada de Carter, 2012).

Así como se mencionó para Santiago del Estero, en las provincias afectadas además se llevaron a cabo proyectos de saneamiento ambiental con obras de ingeniería tales como el drenaje o canalización de los cuerpos de agua y su relleno con tierra y plantaciones de *Eucalyptus* y se crearon establecimientos denominados "áreas de salud humana" donde se distribuía quinina entre las personas expuestas a la enfermedad (Zaidenberg, 2015).

Bachmann (1921) describió las características fisiográficas y ecológicas de una localidad en Tucumán en la cual se ejecutó un plan de lucha contra la malaria. Unos años después, Petrochi (1924) citó las características morfológicas de los anofelinos y las diferencias en cuanto a las patas, los palpos y las manchas alares en las hembras. Las condiciones parasitológicas, epidemiológicas y entomológicas en el norte argentino fueron estudiadas por Mühlens *et al*. (1925). El noroeste de Argentina era considerado como la región más vulnerable con respecto a la malaria, pudiendo distinguirse una "malaria trópica" (producida por *P. falciparum*), una terciana (producida por *P. vivax*) y una cuartana (producida por *P. malariae*), llegando a coexistir las tres. El vector incriminado en la transmisión de la enfermedad, *An. pseudopunctipennis*, era encontrado mayormente en el interior de las viviendas.

Shannon y del Ponte (1927) estudiaron la transmisión de la malaria y los vectores incriminados en el noreste argentino. Citaron la presencia de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *albitarsis*, *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *argyritarsis* y *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *tarsimaculatus*. Con respecto a la enfermedad, resaltaron que tanto el efecto de la tala indiscriminada de los árboles como las migraciones de la población a lo largo del río Paraná, actuaban como agentes favorecedores de su mantenimiento. A su vez, ellos sugirieron que la transmisión de la malaria en el área podía deberse a una invasión de *An. pseudopunctipennis* desde el río Bermejo o lo que parecía más probable, que un crecimiento del Alto Paraná haya favorecido la presencia de otros vectores de la enfermedad (Zaidenberg, 2015). En relación a *An. pseudopunctipennis*, la describen como una especie cuyos hábitats larvales se encontraban en el pie de montaña, variando desde charcos y acequias hasta los ríos de montaña con una corriente de agua marcada. En todos los casos, era notoria la presencia de algas verdes como determinante de la mayor abundancia de las formas inmaduras de esta especie (ver Capítulo 8).

Shannon y del Ponte en 1927 diferenciaron epidemiológicamente dos áreas, una ubicada en el noroeste del país (la más importante y extensa) incluyendo a las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán, y pequeñas áreas de Catamarca, La Rioja, San Luis, Córdoba y Santiago del Estero (Carter, 2012). La otra área, de menor importancia, se encontraba comprendida entre los ríos Bermejo, Paraná y Paraguay en las provincias de Corrientes, Santa Fe, Chaco, Formosa y Misiones. En esta última área no se encontraba reportado *An. pseudopunctipennis*, asumiendo que otras especies del subgénero *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) como *An. albitarsis* y *An. argyritarsis* podrían estar relacionados con la transmisión de la enfermedad. Shannon y Davies en 1927, estudiaron en una localidad de Tucumán, el comportamiento de *An. pseudopunctipennis* durante la estación seca y la caracterización de los criaderos de las formas inmaduras en las diferentes estaciones climáticas. (Carter, 2012).

En 1937, Alvarado creó e instaló la Dirección General de Paludismo en Tucumán. Identificó la población y superficie que correspondían a la zona endémica palúdica del noroeste argentino y llevó a cabo diferentes intervenciones (Cuba Cuba *et al*., 2012). El plan de control de la malaria incluía un plan de vigilancia de foco a fin de eliminar los hábitats larvales ubicados a una distancia de cuatro kilómetros de las áreas protegidas. Después de observaciones de campo, Alvarado detalló que las larvas de esta especie necesitaban cuerpos de agua corriente, expuestos al sol, con ausencia de vegetación acuática vertical, y con la presencia de algas del género *Spirogyra* Link.

Segunda etapa: 1940-1949

Durante esta etapa, una serie de estudios epidemiológicos caracterizó la situación de la malaria en el país, diferenciando entre el área palúdica del noroeste en relación a la del noreste. El área palúdica del noroeste cubría una superficie de 120.000 km^2, incluyendo las provincias de Salta, Jujuy, Tucumán, Catamarca, La Rioja, Santiago del Estero, Córdoba y San Juan (Fig. 2). El vector presente en esta área era *An. pseudopunctipennis*, dándole una marcada endemicidad a la enfermedad.

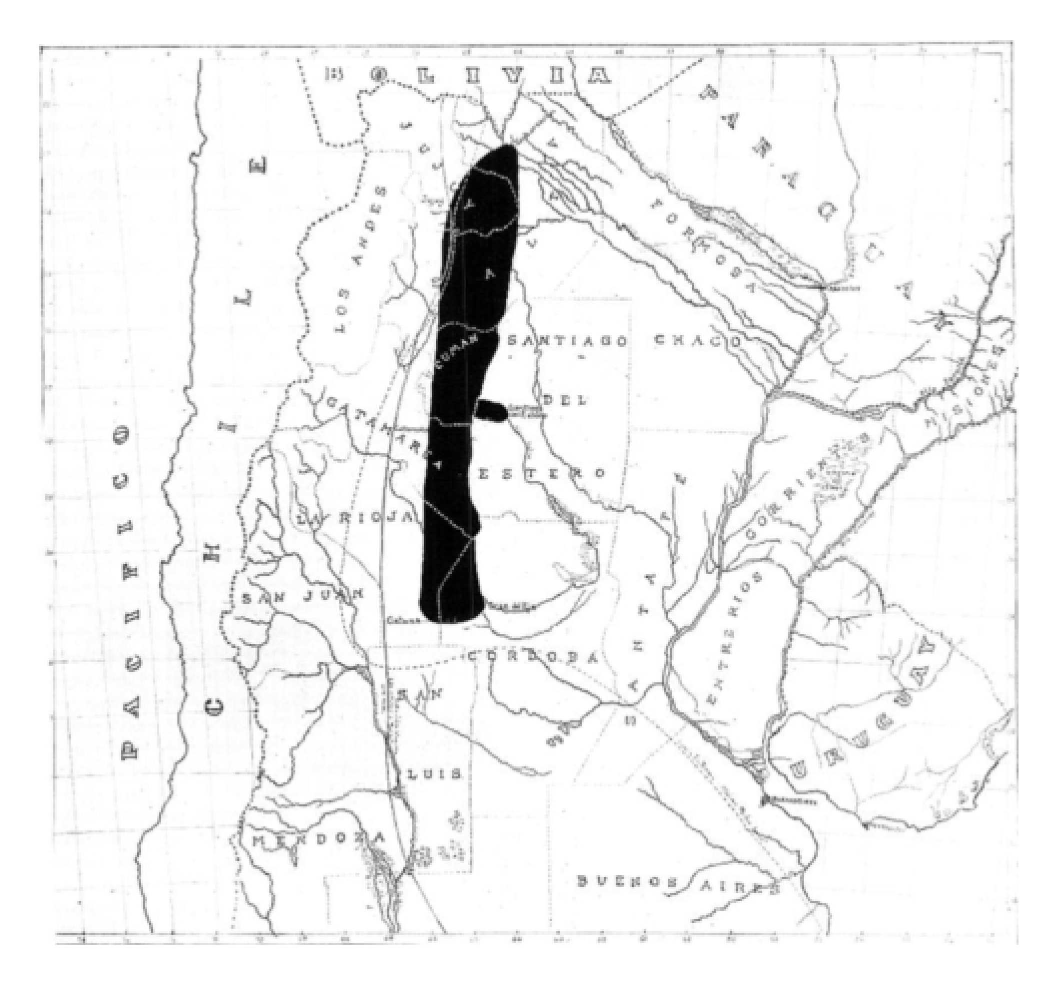


Figura 2: Distribución geográfica de *An. pseudopunctipennis* en el país durante 1927 (extraído y modificado de Alvarado, 1938).

El noreste del país se caracterizaba por brotes epidémicos con pequeños focos de la enfermedad en las provincias de Misiones, Corrientes, Chaco, Formosa y Santa Fe, cubriendo un área de aproximadamente 120.000 km^2, siendo *An. darlingi* el vector identificado (Zaidenberg, 2015).

En relación a los estudios entomológicos, Lifshitz *et al*. (1946) reportaron para el noreste del país, la presencia de dos especies de importancia epidemiológica, *An. albitarsis* y *An. darlingi*, siendo esta última más domiciliaria y antropofílica. Los autores encontraron ambas especies dentro de viviendas ubicadas en Curuzú Cuatiá, Yapeyú, Pueblo Galarza, Estancia San Solano y Colonia Pellegrini (provincia de Corrientes). Por su parte, *An. albitarsis* fue implicado como vector de la malaria en algunos brotes en las provincias de Chaco, Santa Fe y Corrientes, entre 1939 y 1940.

En Puerto Bemberg, Eldorado, y San Pedro (Misiones) fue reportada la presencia de *An. darlingi*. En 1946, durante un brote epidémico de malaria que se extendía desde Puerto Iguazú hasta Posadas, capturaron especímenes de esta especie infectados con *Plasmodium* sp. en Puerto Iguazú, Iguazú Cué, Puerto Bemberg y Eldorado (Lifshitz *et al*., 1946).

En 1947 la División de Paludismo y Enfermedades Tropicales, con el Dr. Alvarado como Director, desarrolló un nuevo plan con la utilización extensiva de rociamiento de DDT (dicloro difenil tricloroetano) en viviendas del área endémica y en otras donde los casos aparecían temporalmente, cubriendo una superficie de 120.000 km^2. La estrategia estuvo planificada en relación a los hábitos antropofílicos y endofágicos del vector *An. pseudopunctipennis*. Esta programación se cumplió a pesar de las dificultades geográficas, logísticas y operativas. Los tratamientos con DDT fueron llevados a cabo por 70 brigadas móviles cubriendo un área de 150.000 km^2. Cada brigada fue capaz de rociar un promedio de 3.500 viviendas por año, trabajando en áreas rurales o urbanas. En la primera campaña los rociamientos se concretaron cada tres meses, el segundo año cada cuatro meses y el tercer año, cada cinco meses. Este esquema dependió de las variables epidemiológicas y de las variables climáticas, para asegurar un mejor resultado. En 1947, durante el primer año de campaña, se alcanzó a cubrir aproximadamente un 40 % del área malárica, y en el segundo año un 80 %, realizan-

do estas estimaciones basadas en la población expuesta al contagio de la enfermedad.

Argentina fue el primer país de América en utilizar el rociamiento con DDT como procedimiento rutinario durante un período de dos años. Desde enero de 1949 hasta julio del mismo año se registraron 802 casos en toda el área endémica, reduciéndose así el área endémica donde se producía la transmisión de la enfermedad (Zaidenberg, 2015).

A finales de 1949, el Dr. Alvarado reportó que si bien el área endémica para malaria había sido eliminada, la lucha continuaba con el rociamiento sistemático de todas las viviendas del área endémica cada cuatro meses. A este trabajo se sumó el monitoreo de los sitios de cría de las formas inmaduras, la evaluación entomológica en las viviendas y la detección de pacientes sospechosos para malaria (Zaidenberg, 2015).

Tercera etapa: 1950-1990

La estrategia propuesta desde la década anterior consistió principalmente en establecer un programa de vigilancia epidemiológica. Las actividades de vigilancia se llevaron a cabo durante esta fase en las zonas de riesgo que quedaron del área endémica original. Las actividades planteadas incluían censos de las familias, detección de casos febriles, toma de muestras de gota gruesa/extendido y la evaluación entomológica de cada sitio.

Cuando se sospechaba que una persona podía tener malaria, se le tomaba una muestra de sangre a la persona, a los integrantes de su familia y a los vecinos de las viviendas cercanas. Las muestras eran procesadas en los laboratorios de las bases, y en el caso de confirmar los casos, se completaba una ficha epidemiológica del afectado administrándole una medicación estandarizada. A su vez, la vivienda de la persona y sus vecinas eran rociadas con insecticidas piretroides de acción residual (Zaidenberg, 2015).

Por su parte, Bejarano (1951) describió las áreas palúdicas presentes en Argentina relacionándolas con los principales vectores presentes en cada una de ellas. Citó a *An. pseudopunctipennis* para el área palúdica de montaña en relación con las características fisiográficas y fitogeográficas del ambiente. A su vez, relacionó las variables climáticas con la abundancia del vector y con los brotes maláricos; así la época de transmisión de la malaria se iniciaba en noviembre o diciembre, siendo su duración hasta mayo o junio, pudiendo prolongarse en los inviernos benignos.

Desde la década de 1950 el número de casos comenzó a disminuir, con años epidémicos relacionados con la situación de los países limítrofes (Fig. 3). Esta continuidad y progresión del Plan produjo un descenso radical del número de casos, reduciéndose en las décadas de 1960 y 1970 a un promedio de 212 y 285 casos (Cuba Cuba *et al*., 2012). Esta situación desmejoró posteriormente, presentándose picos epidémicos sobre la endemia en el noroeste.

Bejarano (1972) redefinió las zonas maláricas presentes en la Argentina, citando nuevamente a *An. pseudopunctipennis* como el principal vector en el noroeste del país y presentando a la enfermedad como endémica con un recrudecimiento epidémico entre los meses de septiembre - octubre de un año y mayo - junio del año siguiente.

La ocurrencia de los casos de malaria durante este período fue debida principalmente a la migración de la población en la frontera entre Argentina y Bolivia. Una serie de factores tanto bio-ecológicos (clima subtropical) como socio-económicos y entomológicos (con la presencia del vector implicado) determinaron esta situación.

Durante 1980-1990, los movimientos poblacionales en ambos lados del borde de la frontera eran intensos, con una migración principal norte-sur cuyos fines eran laborales, que involucraba a grupos familiares que trabajaban en la cosecha del algodón, de la caña de azúcar y de otros vegetales (Zaidenberg, 2015). Por su parte, había una migración importante entre las localidades ubicadas entre ambas fronteras, por ejemplo entre Bermejo (Bolivia) y Aguas Blancas (Argentina) y entre Yacuiba (Bolivia) y Salvador Mazza (Argentina), ubicadas en el área endémica de malaria, debida al comercio de productos como ropa, utensilios para la casa como así también en relación a tráfico de drogas (Zaidenberg, 2015).

En relación al área noreste del país, Puerto Iguazú es un área malárica residual. Sus límites con localidades de Brasil y Paraguay hacen que la zona sea conocida como la Triple Frontera. También se observó un patrón de migración poblacional importante entre localidades fronterizas de los tres países en relación al turismo, comercio y tráfico ilegal. De acuerdo a reportes de los Ministerios de Salud del Estado de Paraná (Brasil) y el SENEPA de Paraguay, no se registraron casos autóctonos de malaria en dichos años en ambos bordes (Zaidenberg, 2015).

TOTAL DE CASOS REGISTRADOS DE MALARIA EN LA REPUBLICA ARGENTINA
DESDE 1959 A 1998

Figura 3: Fluctuación de los casos de malaria en el país desde 1959 a 1998 (extraído del Programa Nacional de Paludismo, Cuba Cuba *et al*., 2012).

Cuarta etapa: 1990-actualidad

Desde el trabajo de Bejarano (1972) hasta la década del 90' hubo un vacío en el estudio de los diferentes aspectos tanto epidemiológicos de la enfermedad como biológicos de sus vectores.

El trabajo de Burgos *et al*. (1994) hizo referencia al efecto de las variaciones de los factores climáticos sobre el área de distribución geográfica de las especies de *Anopheles*. De acuerdo a los autores, ante un incremento global de la temperatura el área de distribución se extendería y ocurrirían nuevos brotes de malaria. El noroeste de Argentina se vería afectado por un proceso de desertización que cambiaría la distribución geográfica de *An. pseudopunctipennis* y por ende, de los brotes de la enfermedad. *An. pseudopunctipennis* se extendería geográficamente a las provincias de Córdoba y San Luis, debido a la presencia de condiciones ecológicas óptimas para la cría de las formas inmaduras. Por su parte, Curto *et al*. (2003) al estudiar también la relación existente entre la distribución geográfica de la malaria y la de *An. pseudopunctipennis* en Argentina, concluyeron a diferencia del trabajo anterior, que la distribución geográfica tanto del vector como de la enfermedad se vería reducida al noroeste del país, citando por último, entre los factores que favorecerían esta situación, a los cambios producidos en el ambiente.

Casi al mismo tiempo, a principios del 2000, comenzaron una serie de investigaciones enfocadas en el estudio de aspectos bionómicos de las formas adultas e inmaduras de mosquitos anofelinos en el noroeste de la Argentina, haciendo referencia a la distribución y a la abundancia estacional y espacial de las especies (Dantur Juri *et al*., 2003; 2005; 2010a; 2010b; 2014; 2015) (ver Capítulo 8). Además, se estudió la presencia y abundancia del principal vector, *An. pseudopunctipennis*, en relación con la aparición de los casos de malaria en la localidad de Aguas Blancas, fronteriza con Bolivia. Se reportó como información de suma importancia, la aparición de un pico de casos de malaria en dicha localidad tres meses después a la mayor abundancia de *An. pseudopunctipennis* (Dantur Juri *et al*., 2009) (Fig. 4).

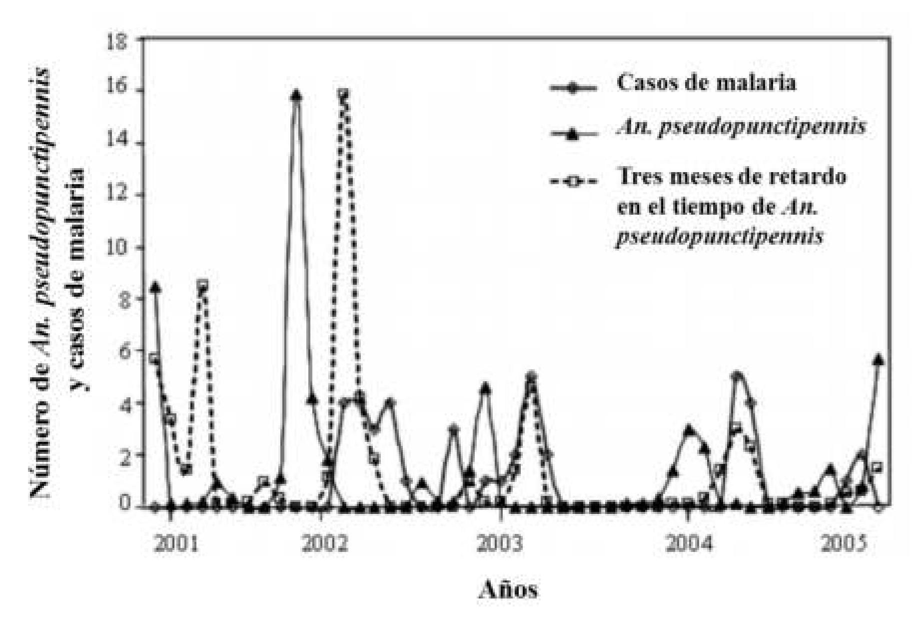


Figura 4: Fluctuación en el número de casos de malaria y la abundancia de especímenes adultos de *An. pseudopunctipennis* con tres meses de retardo en el tiempo para Blancas, entre noviembre de 2001 y marzo de 2006 (extraído y modificado de Dantur Juri *et al*., 2009).

Se realizó una revisión de muestras de sangre de personas con diagnóstico de malaria de diversas localidades situadas en el noroeste de Argentina, diagnosticadas con la enfermedad entre 1983 y 2001, observándose un sólo caso de co-infección de *P. vivax* con el nematode *Mansonella ozzardi* (Monson, 1897) en una persona con síntomas de malaria que vivía una localidad cercana a la fron-tera Argentina / Bolivia. Se observaron los trofozoítos de *P. vivax* junto con las microfilarias de *M. ozzardi* (Fig. 5) (Dantur Juri *et al*., 2013). La relación entre el parásito que causa la malaria y las microfilarias, el efecto potencial del tratamiento de la malaria en el desarrollo de *M. ozzardi* y el posible impacto de esta microfilaria en la inmunidad de una persona frente a una infección de *P. vivax* son aspectos desconocidos. Con este resultado se espera que futuros estudios involucren la interacción entre los parásitos y el riesgo potencial al que los seres humanos se encuentran expuestos.

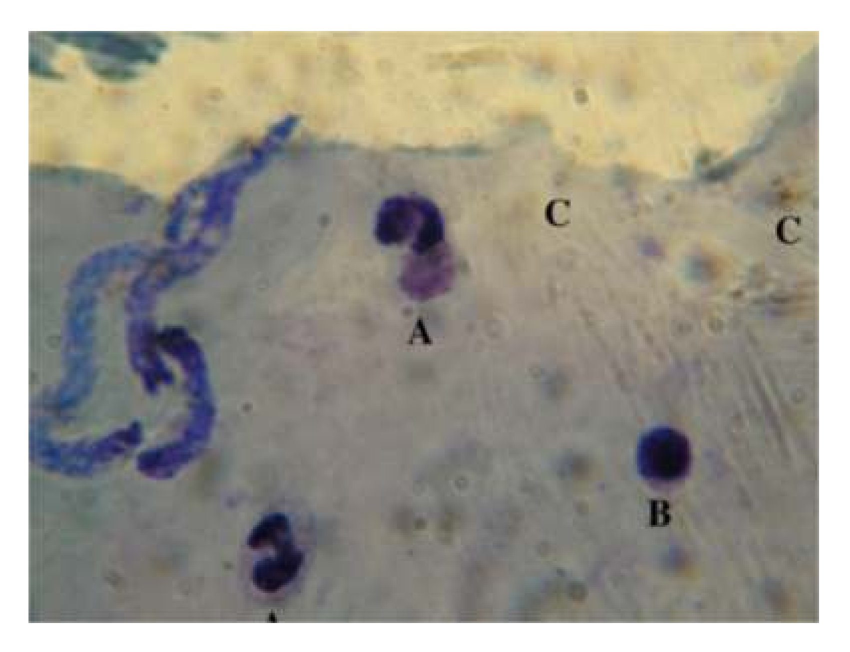


Figura 5: Análisis microscópico de frotis teñidos con Giemsa de un paciente infectado con *Plasmodium vivax* y microfilarias de *Mansonella ozzardi* (A = neutrófilos, B = linfocitos y C = trofozoítos) (extraído de Dantur Juri *et al*., 2013).

En la etapa anterior y durante esta etapa, el control de la enfermedad fue sostenible, manteniendo un nivel de actividad que aseguraba un bajo nivel de transmisión. Debido a restricciones presupuestarias por la reasignación de fondos para enfrentar la emergencia o re-emergencia de otras enfermedades, fueron restringidos los recursos disponibles para trabajar en las actividades necesarias de control de malaria. El área malárica persistente quedó reducida a áreas de las provincias de Salta, Jujuy y Tucumán en el noroeste del país, y Misiones en el noreste. La endemicidad fue mantenida por el flujo migratorio en el borde de Argentina y Bolivia (Zaidenberg, 2015). En consecuencia de las restricciones del control vectorial, desde 1990 se observó una tendencia creciente de los casos (Fig. 6) (OMS, 1990).

Esta tendencia creciente fue observada para ambos países (Argentina y Bolivia), razón por la cual se decidió trabajar en conjunto en el denominado programa AR-BOL. Así en 1996, la campaña duró 45 días e incluyó actividades de vigilancia, de rociamiento con insecticidas en las viviendas, detección de personas con fiebre, muestreo y administración de drogas para el tratamiento de la malaria. Como resultados obtenidos se detectaron un poco más de 5.000 personas enfermas de malaria, 7.000 muestras hematológicas fueron tomadas y más de 110 localidades fueron sistemáticamente rociadas con insecticidas residuales. Las actividades se llevaron a cabo durante septiembre y octubre, antes de la estación lluviosa, teniendo en consideración que esta época representa la de mayor abundancia de anofelinos. Luego de estas intervenciones de 1996, los casos disminuyeron a 592 en 1997 a 209 casos en el 2006 (Figura 7) (Cuba Cuba *et al*., 2012).

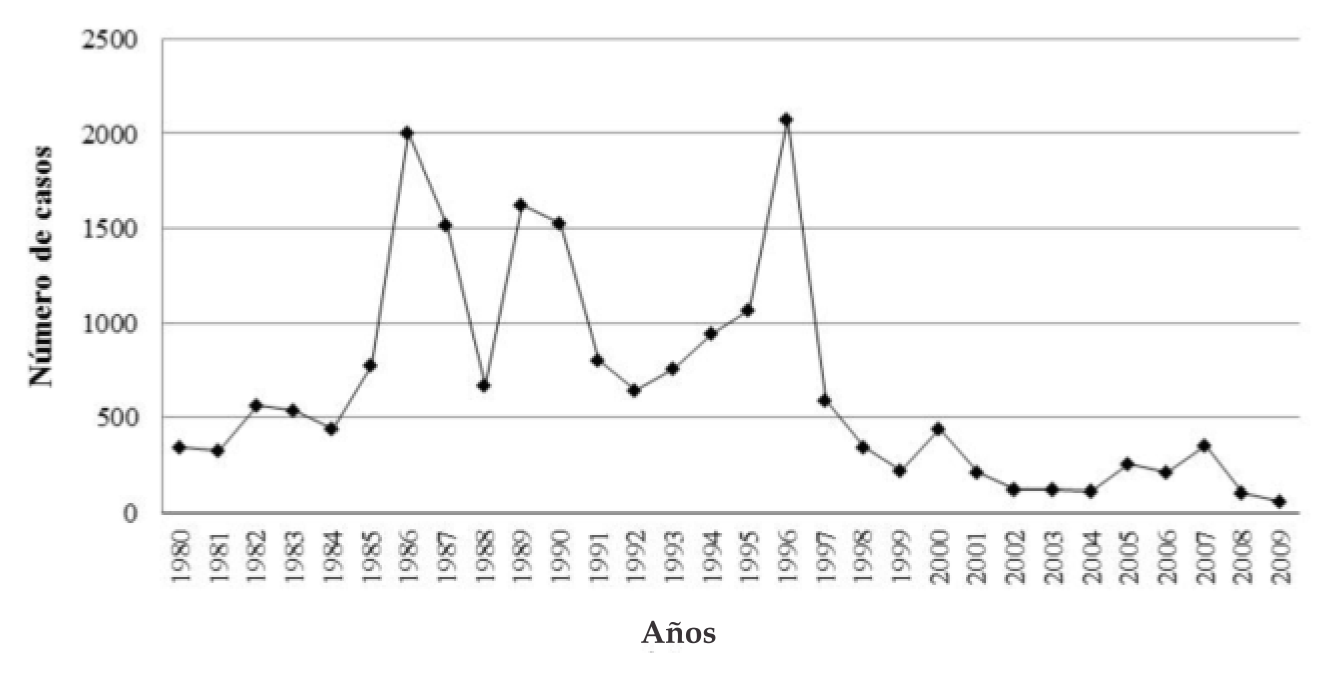


Figura 6: Número de casos de paludismo reportado en la Argentina, 1980-2009 (extraído del Programa Nacional de Paludismo, Cuba Cuba *et al*., 2012).

Las actividades del operativo AR-BOL se repitieron de manera bianual o trienal utilizando la misma metodología, disminuyendo así la incidencia de los casos de malaria. Desde el año 2008, los casos reportados de malaria continuaron disminuyendo (Fig. 7), siendo solamente importados del exterior (de Bolivia) (Zaidenberg, 2015).

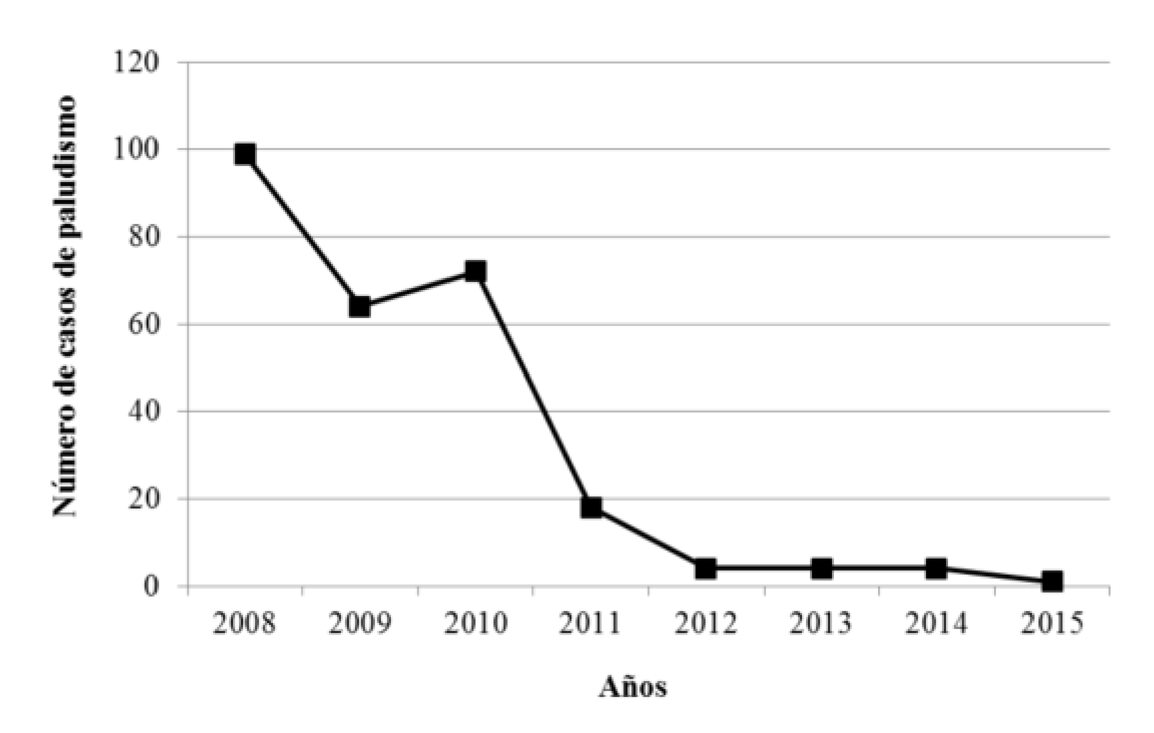


Figura 7: Casos de malaria en la Argentina, período 2008-2015 (extraído del Programa Nacional de Paludismo, Cuba Cuba *et al*., 2012).

Por su parte, todas las actividades desde el año 2008 hasta la actualidad, se encuentran enfocadas a la eliminación de la transmisión autóctona de la malaria, llevando a cabo investigaciones sobre los hábitats larvales de los anofelinos con su correspondiente georreferenciamiento, con la colocación de trampas para los mosquitos adultos, y evaluando productos para la prevención y el control de vector.

A fines de 2008, el área endémica fue dividida en estratos siguiendo como criterio el registro de la localidad donde fueron reportados los últimos casos de malaria. Los estratos representan áreas de riesgo, definiéndose las áreas o estratos 1 y 2. El área 1 tenía bajo riesgo epidemiológico, pero aún así era el más alto riesgo del país, manteniéndose el índice parasitario anual en 0,01 % y la aparición de casos casual. El área o estrato 2 tenía un índice parasitario similar, sin reporte de casos autóctonos e incluía un área de vigilancia exclusivamente (Zaidenberg, 2015).

El área 1 se encuentra ubicada en los departamentos San Martín y Orán de la provincia de Salta. Las actividades llevadas a cabo en dicha área incluyeron e incluyen actualmente, evaluaciones entomológicas, detección de febriles, toma de muestras de sangre de personas asintomáticas viviendo en el área de riesgo, y la aplicación anual de insecticidas piretroides (de septiembre a diciembre) durante los meses de riesgo entomológico. El área 2, de exclusiva vigilancia, no reporta casos autóctonos por los menos desde hace siete años, y comprende un área de la ciudad de Jujuy, con localidades de los departamentos El Carmen, Palpalá, General Belgrano, San Pedro y Ledesma (provincia de Jujuy), el departamento Anta (provincia de Salta) y la municipalidad de Puerto Iguazú (provincia de Misiones) (Fig. 8). En esta área se realizan actividades de monitoreo que incluyen visitas a centros de salud y laboratorios, a fin de registrar la aparición de algún febril (Zaidenberg, 2015).



Figura 8: Estratos 1 y 2 del área endémica para paludismo de la Argentina (extraído de Zaidenberg, 2015).

La Argentina mediante el Programa Nacional de Paludismo, sigue los lineamientos de la Organización Mundial de la Salud para lograr la certificación de la eliminación de la transmisión de malaria. Incluidos en dichos lineamientos se encuentran diversas actividades que varían de acuerdo al estrato de que se trate. Así por ejemplo para el estrato 1, las actividades que se plantearon fueron las siguientes:

- Realizar una vigilancia sistemática, siendo el área visitada por técnicos del Ministerio una vez por mes, tomando muestras de sangre al menos al 10 % de la población visitada.
- Intensificar la relación con los servicios de los sistemas de atención primaria de la salud.
- Llevar a cabo reuniones no sólo con médicos sino también con bioquímicos y enfermeros, enfocadas a la detección de casos de malaria.
- Dictar cursos de microscopía tanto a técnicos como bioquímicos enfocados a la detección del parásito causante de malaria.
- Dictar cursos sobre aspectos entomológicos de los mosquitos anofelinos con salidas al campo para la realización de la práctica (Fig. 9 y el posterior procesamiento de los ejemplares (Fig. 10).



Figura 9: Recolección de formas adultas e inmaduras de anofelinos en diferentes localidades del departamento San Martín, provincia de Salta.



Figura 10: Procesamiento de los ejemplares capturados en la Base Operativa de Tartagal del Ministerio de Salud de la Nación.

Todas estas actividades comenzaron a desarrollarse desde los años 2010-2011. Los estudios epidemiológicos se enfocaron en la detección de casos asintomáticos de malaria así como también en la detección de la circulación del parásito en ejemplares anofelinos. Los resultados preliminares muestran que tanto las muestras de humanos como la de los especímenes de *An. pseudopunctipennis* y de *An. argyritarsis*, analizados mediante técnicas moleculares, fueron negativos para *P. vivax*. De esta manera y de acuerdo a la OMS (2015) se continúa en la fase de eliminación de la transmisión autóctona de la enfermedad, pudiendo pasar en breve a ser un país libre de transmisión de la malaria.

Bibliografía

1. Alvarado CA. 1938. Métodos de lucha antipalúdica en la República Argentina. Informe presentado en la Décima Conferencia Sanitaria Panamericana por el Dr. Miguel Sussini, presidente del DNH. Boletín Sanitario del DNH 3. 891-904.
2. Álvarez A. 1923. Paludismo. El saneamiento de la ciudad de Santiago del Estero. Memoria presentada en la Primera Conferencia Panamericana de la Cruz Roja. Doctor Atenor Álvarez. Buenos Aires, Talleres S.A. Casa Peuser.
3. Autran E. 1907. Los mosquitos argentinos. Examen sumario sistemático de los Culícidos argentinos (Trabajo del Museo de Farmacia de la Facultad de Medicina, Nº 16). An Dep Nac Hig. 14: 1-38.
4. Bachmann A. 1921. Programa de lucha para llevar a cabo en Famaillá contra el *Anopheles*. An Dep Nac Hig. 5: 117-137.
5. Bejarano JFR. 1959. Áreas palúdicas de la República Argentina. Primeras Jornadas Entomoepidemiológicas Argentinas. 1° parte: 275-304.
6. Bejarano JFR. 1972. Fluctuación coriológica de *Anopheles* (*Nyssorhynchus*) *darlingi* Root, 1926 (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 34: 11–18.
7. Burgos JJ, Curto de Casas SI, Carcavallo RU, Galíndez-Girón GI. 1994. Global climate change influence in the distribution of some pathogenic complexes (Malaria and Chagas disease) in Argentina. Entomol Vect. 1: 69-78.
8. Cantón E. 1891. El paludismo y su geografía médica en la República Argentina. Buenos Aires: Imp. La Universidad. 283 pp.
9. Cantón E. 1893. Profilaxia del paludismo y provisión de aguas corrientes a varias provincias argentinas. An Círculo Méd Arg. 16: 365.
10. Carter ED. 2012. Enemy in the blood. Malaria, Environment, and Development in Argentina. University of Alabama Press. Tucaloosa, Alabama.
11. Cuba Cuba C, Ripoll C, Zaidenberg MO. 2012. Módulo VII: Paludismo. Documentos institucionales, materiales didácticos. Ministerio de Salud de la Nación. 44 pp. http://www.msal.gob.ar/images/stories/bes/graficos/0000000174cnt-10-2-3-3-K-Paludismo.pdf
12. Curto SI, Carbajo AE, Boffi R. 2003. Aplicación de Sistemas de Información Geográfica en Epidemiología. Caso de estudio: Malaria en la Argentina (1902-2000). *GAEA*, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos. 2003: 239-248.
13. Dantur Juri MJ, Almirón WR, Claps GL. 2010b. Population fluctuationof *Anopheles* (Diptera: Culicidae) in forest and forest edge habitats in Tucumán province, Argentina. J Vector Ecol. 35: 28-34.
14. Dantur Juri MJ, Claps GL, Santana M, Zaidenberg M, Almirón WR. 2010a. Abundance patterns of *Anopheles pseudopunctipennis* and *Anopheles argyritarsis* in northwestern Argentina. Acta Trop. 115: 234-241.
15. Dantur Juri MJ, Estallo E, Almirón W, Santana M, Sartor P, Lamfri M, Zaidenberg M. 2015. Satellite-derived NDVI, LST, and climatic factors driving the distribution and abundance of *Anopheles* mosquitoes in a former malarious area in northwest Argentina. J Vector Ecol. 40: 36-45.
16. Dantur Juri MJ, Galante GB, Zaidenberg M, Almirón WR, Claps GL, Santana M. 2014. Longitudinal study of the species composition and spatio-temporal abundance of *Anopheles* larvae in a malaria risk area in Argentina. Flor Entomol. 97: 1167-1181.
17. Dantur Juri MJ, Veggiani Aybar CA, Ortega ES, Galante GB, Zaidenberg MO. 2013. *Plasmodium vivax* and *Mansonella ozzardi* co-infection in north-western Argentina. Mal J. 12: 248.
18. Dantur Juri MJ, Zaidenberg M, Almirón WR. 2003. Fluctuación estacional de *Anopheles (Anopheles) pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) en un área palúdica de Salta, Argentina. Entomol Vect. 10: 457-468.
19. Dantur Juri MJ, Zaidenberg M, Almirón, WR. 2005. Distribución espacial de *Anopheles (Anopheles) pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) en un área palúdica de las Yungas de Salta, Argentina. Rev Saúde Pública. 39: 565-570.
20. Dantur Juri MJ, Zaidenberg M, Claps GL, Santana M, Almirón WR. 2009. Malaria transmission in two localities in north-western Argentina. Mal J. 8: 18.
21. Delfino JC. 1902. Desarrollo y caracteres del paludismo en la ciudad de Santiago del Estero. An Depto Nac Higiene. 345.
22. García PJ. 1911. Factores de éxito de la campaña antipalúdica. An Depto Nac Higiene. 18: 15-19.
23. Lahille F. 1912. Sobre un *Anophele*s, una *Stegomya* y la notación de las nervaduras alares de los mosquitos. An Mus Nac B Aires. 23: 253-263.
24. Lifshitz J, Umana CA, Vergara JJ, Heredia RL. 1946. Anal del Instituto de Medicina Regional. Universidad Nacional de Tucumán. 349 pp.
25. Mühlens P, Dios RL, Petrocchi J, Zuccarini JA. 1925. Paludismo en el Norte Argentino. Rev Inst Bacteriol Dep Nac Hig. 4: 207-289.
26. Neiva A, Bárbara B. 1916. Estudio de algunos anofelinos argentinos y su relación con la malaria. Prensa Méd Argent. 2: 257-259.
27. Organización Mundial de la Salud. 1990. Las condiciones de la salud en las Américas. 1: 152-174.
28. Organización Mundial de la Salud. 2015. Paludismo. Nota descriptiva N° 94. Ginebra. Suiza. Disponible en: http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs094/es/
29. Paterson GC. 1911. Las fiebres palúdicas en Jujuy. An Depto Nac Hig. 18: 29-57.
30. Petrocchi J. 1924. Las especies argentinas del género *Anopheles*. Physis 7: 139.
31. Shannon RC, Davis NC. 1927. Condiciones de reproducción de *Anopheles pseudopunctipennis* en la provincia de Tucumán durante la estación seca. Rev Inst Bacteriol Dep Nac Hig. 7: 662-678.
32. Shannon RC, Del Ponte E. 1927. Informe sobre una investigación preliminar sobre *Anopheles* del río Alto Paraná en la Argentina. Rev Inst Bacteriol. 4: 706-723.
33. World Health Organization. 2008. World Malaria Report 2008. WHO Library Cataloguing-in-Publication Data. Geneva. 190 pp.
34. World Health Organization. 2014. World Malaria Report 2014. WHO Library Cataloguing-in-Publication Data. Geneva. 227 pp.
35. Zaidenberg MO. 2015. The path to Malaria elimination in Argentina. LAP Lambert Academic Publishing, Saarbrücken, Deutschland/Germany. 71 pp.

Actualización sobre Dirofilariasis en Argentina y el contexto en America

Darío **Vezzani**[1]
Diego F. **Eiras**[2]

[1]ECOSISTEMAS, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (UNICEN) y CONICET. Tandil, Buenos Aires.
[2]Laboratorio DIAP, Banfield, Buenos Aires. Departamento de Epizootiología y Salud Pública, Facultad de Ciencias Veterinaria, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires

dvezzani@gmail.com
bpleiras@gmail.com

La dirofilariasis es una zoonosis parasitaria producida por nematodos del género *Dirofilaria* trasmitidos por mosquitos. Entre las 27 especies reconocidas como válidas, 12 se encuentran documentadas en América, siendo *Dirofilaria immitis* la de mayor importancia y distribución geográfica, además de la única confirmada en Argentina. Este parásito, que afecta principalmente al perro y accidentalmente al hombre, ha sido detectado en todos los países de América con excepción de Chile, Uruguay y la Guyana Francesa. Sin embargo, solo se dispone información sobre sus vectores en cuatro países del continente. En Argentina, la dirofilariasis canina se encuentra presente en Salta, Formosa, Chaco, Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Santa Fe, Santiago del Estero, Córdoba, Mendoza y Buenos Aires; además existen registros aislados en San Juan (caso humano) y La Pampa (fauna silvestre). Solo seis casos humanos (cuatro pulmonares y dos subcutáneos) y algunas infecciones en coatí, aguará guazú y gato montés fueron descriptas en nuestro país. De las 43 especies de mosquitos incriminadas como vectores de *D. immitis* en América, 12 se encuentran en nuestro país y podrían considerarse potenciales vectores. Hasta el presente, solo *Aedes aegypti* y *Culex pipiens s.l.* han sido encontrados con infección natural en Argentina.

Introducción

Los nematodos, comúnmente conocidos como gusanos redondos, son un grupo de helmintos muy diverso, que incluye tanto especies acuáticas y terrestres de vida libre como parásitos de animales y plantas. Las estimaciones en el número de especies descriptas varían entre 12.000 y 80.000, y se calcula que el número total de especies supera el medio millón (Chapman, 2009). A pesar de tal nivel de incertidumbre, existe consenso de que aproximadamente un tercio de las especies conocidas son parásitos de vertebrados (Anderson, 2000). Entre los nematodos parásitos, algunos transmitidos por mosquitos son de gran importancia médica y/o veterinaria. Los ejemplos mejor conocidos son los filáridos de los géneros *Wuchereria*, *Brugia* y *Dirofilaria.* En Argentina, entre los nematodos trasmitidos por mosquitos solo se han registrado especies del género *Dirofilaria*, y sobre éstas se centrará el presente capítulo.

El género *Dirofilaria* pertenece al Orden Spirurida, Familia Onchocercidae, y actualmente consiste en 27 especies válidas y 15 cuestionables (Canestri Trotti *et al*., 1997; Dantas-Torres y Otranto, 2013). Nombres potenciales de supuestas nuevas especies son sugeridas con cierta frecuencia, como por ejemplo "*Dirofilaria hongkongensis*" de Japón (To *et al*., 2012). Sin embargo, considerando el actual número de especies dudosas dentro del género, cualquier sugerencia de una nueva especie que no incluya una descripción genética y morfológica completa podría ser prematura (Dantas-Torres y Otranto, 2013). Los hospedadores definitivos son mamíferos, principalmente primates y carnívoros. Los gusanos adultos se desarrollan generalmente en el tejido subcutáneo con excepción de *Dirofilaria immitis* Leidy que se desarrolla en arterias pulmonares, aunque las localizaciones ectópicas se describen con relativa frecuencia en varias especies. Los hospedadores intermediarios que actúan como vectores de *Dirofilaria* son los mosquitos, excepto en el caso de *Dirofilaria ursi* Yamaguti, transmitida por simúlidos. El desarrollo larval de estos nematodos ocurre en los túbulos de Malpighi del insecto, existiendo también una excepción para *Dirofilaria corynodes* (von Linstow), que se desarrolla en los cuerpos grasos (Anderson, 2000). El hombre es un hospedador accidental y los primeros registros de dirofilariasis humana se

remontan 400 años atrás (Orihel y Eberhard, 1998). Al menos siete especies pueden infectar al hombre: *Dirofilaria repens* Railliet y Henry, *D. immitis, Dirofilaria striata* Molin, *Dirofilaria tenuis* Chandler, *D. ursi, Dirofilaria magnilarvata* Price, y *Dirofilaria spectans* Freitas y Lent (Canestri Trotti *et al*., 1997; Orihel y Eberhard, 1998; Dantas-Torres y Otranto, 2013). Sin embargo, a nivel mundial *D. repens* y *D. immitis* son particularmente importantes, no solo por el potencial zoonótico de estas especies, sino también por el daño que generan en los animales de compañía (principalmente en el perro), las elevadas prevalencias y su amplia distribución (McCall *et al*., 2008; Simón *et al*., 2012; Genchi *et al*., 2014).

La distribución geográfica de *D. repens* está restringida a Europa, África y Asia (Canestri Trotti *et al*., 1997; Dantas-Torres y Otranto, 2013). Si bien existen algunos registros aislados de ejemplares similares a *Dirofilaria repens* en Chile, Brasil y Argentina, la identificación del parásito es considerada cuestionable (Vezzani *et al*., 2006; Dantas-Torres y Otranto, 2013). *D. repens* es la responsable de la mayoría de los casos humanos de infecciones subcutáneas y oculares en el viejo mundo (Simón *et al*., 2009; 2012). Además, los casos pulmonares humanos en Europa, históricamente asociados a *D. immitis*, han sido recientemente reevaluados y también podrían deberse a *D. repens* (Pampiglione *et al*., 2009). Por su parte, *D. immitis* tiene una distribución cosmopolita y se le atribuyen unos cientos de casos de dirofilariasis pulmonar humana en América (Simón *et al*., 2009; 2012). Hasta el presente, *D. immitis* es la única especie del género que ha sido documentada fehacientemente en el hombre, en animales domésticos y salvajes, y en mosquitos en Argentina.

Dirofilaria immitis: generalidades

Esta especie cosmopolita es el agente etiológico indiscutido de la dirofilariasis canina en América, y es conocida comúnmente como gusano del corazón del perro. En realidad, este es un parásito del sistema vascular, y su hallazgo en el ventrículo derecho es una consecuencia *postmortem* (Theis, 2005). Su ciclo de vida completo dura entre siete y nueve meses, lo que resulta relativamente largo en comparación con la mayoría de los nematodos parásitos. Los gusanos machos miden de 12 a 16 cm y las hembras de 18 a 27 cm; para una descripción taxonómica de la especie ver Furtado *et al*. (2010). Los adultos se alojan principalmente en las ramas de la arteria pulmonar donde pueden vivir hasta siete años. Con cargas parasitarias crecientes también pueden hallarse gusanos adultos en el atrio derecho y la vena cava caudal y más raramente en otros vasos sanguíneos. Las hembras son vivíparas y producen microfilarias (larva 1) de aproximadamente 300 micras de longitud que pueden vivir alrededor de dos años en la sangre del perro. Los mosquitos que actúan como hospedadores intermediarios, y vectores, ingieren las microfilarias circulantes junto con la sangre del perro infectado. Durante las primeras 24 hs las microfilarias se encuentran en el estómago del mosquito y son idénticas a las que se observan en la sangre del perro. Luego migran a los túbulos de Malpighi, donde primero se acortan y adquieren una forma de salchicha cercana a las 150 micras. El tiempo de desarrollo hasta larva 3 depende principalmente de la temperatura, siendo aproximadamente de 8 días a 30 °C y de un mes a 18 °C. Durante ese periodo, aumentan de tamaño hasta unas 1.100 micras. Luego penetran en la cavidad corporal y se alojan en los espacios cefálicos y en la proboscis del insecto, llegando a su forma infectante (larva 3) de aproximadamente 1.300 micras. La infección del perro tiene lugar cuando el mosquito realiza una nueva ingesta de sangre y las larvas 3 salen por la proboscis y penetran activamente la piel a través del orificio dejado por la picadura; no son inyectadas por el mosquito como erróneamente se ha descrito en la literatura. Inmediatamente se alojan en tejido subcutáneo donde mudan a larvas 4, y luego migran a los músculos torácicos y abdominales donde, unas semanas después, vuelven a mudar a juveniles (adultos inmaduros). Finalmente, entran en el sistema circulatorio del hospedador y migran a las arterias pulmonares, donde completan su desarrollo como adultos. El periodo de prepatencia es de 120-180 días (Taylor, 1960; Theis, 2005; McCall *et al*., 2008; Ledesma y Harrington, 2011; Simón *et al*., 2012).

La enfermedad en el perro se clasifica de acuerdo con la gravedad de las manifestaciones clínicas, los hallazgos clínico-patológicos y las lesiones observables en la radiografía torácica del paciente infectado. Cuando el número de parásitos es bajo, la infección transcurre de modo asintomático (estadio I). Con cargas parasitarias mayores los gusanos adultos pueden obstruir las arterias pulmonares, manifestándose tos crónica, pérdida de vitalidad y peso, insuficiencia cardiaca de grado variable y ascitis (estadios II y III). El estadio IV de la enfermedad (síndrome de la vena cava o síndrome hepático agudo) resulta una verdadera emergencia veterinaria cuando una gran cantidad de gusanos adultos obstruyen la entrada de la vena cava al corazón. Para una descripción completa de los síntomas clínicos, diagnósticos y tratamientos en el perro ver Theis (2005), McCall *et al*. (2008) y Simón *et al*. (2012).

Además del perro, existe un amplio registro

de infecciones en otros animales, incluyendo gatos domésticos (*Felis catus* Linnaeus), pumas (*Puma concolor* Linnaeus), ocelotes (*Leopardus pardalis* Linnaeus), lobos (*Canis lupus* Linnaeus), zorros (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber), coyotes (*Canis latrans* Say), leones marinos (*Zalophus californianus* Lesson), focas (*Phoca vitulina* Linnaeus), caballos (*Equus caballus* Linnaeus), coatíes (*Nasua nasua* Linnaeus), conejos (*Oryctolagus cuniculus* Linnaeus), pandas (*Ailuropoda melanoleuca* David), osos (*Ursus americanus* Pallas), y pingüinos (*Spheniscus humboldti* Meyen) (Anderson, 2000; Sano *et al*., 2005; McCall *et al*., 2008). En general, los felinos no tienen microfilarias circulantes y no se los considera reservorio. Por el contrario, los cánidos salvajes suelen ser microfilarémicos y pueden desempeñar un rol importante como especies centinelas y participar en los ciclos de transmisión. En el hombre, la dirofilariasis por *D. immitis* es relativamente frecuente en América y rara en Europa, por lo cual se ha especulado que existen variedades de la especie con diferente virulencia o capacidad infectiva (Pampiglione *et al*., 2009; Dantas-Torres y Otranto, 2013). La mayor parte de las infecciones son asintomáticas y la forma más frecuente es la dirofilariasis pulmonar. La lesión con forma de moneda (que suele confundirse con un tumor maligno), se descubre al practicarse un examen radiológico por otros motivos. En los casos sintomáticos se observa tos, algunos síntomas de neumonitis y otros signos inespecíficos como mialgias (Orihel y Eberhard, 1998; McCall *et al*., 2008; Simón *et al*., 2012; Genchi *et al*., 2014). Para una descripción completa de los casos humanos registrados en Estados Unidos ver Theis (2005). Además de la localización pulmonar, *D. immitis* ha sido encontrado en tejido craneal, hepático, intraocular y mesentérico, y arterias testiculares (Simón *et al*., 2012).

Alrededor de 70 especies de mosquitos de los géneros *Aedes*, *Culex*, *Culiseta* Felt, *Anopheles*, *Mansonia*, *Coquillettidia* y *Psorophora* son susceptibles a *D. immitis* y capaces de sostener su desarrollo hasta larva 3 infectante (Ludlam *et al*., 1970; Simón *et al*., 2012). Además, algunas especies de otros géneros han sido encontradas portando únicamente larvas 1 o 2 del parásito; por ej. *Wyeomyia* (Labarthe *et al*., 1998). Las especies incriminadas como potenciales vectores son diferentes en distintas regiones del mundo, e incluso la susceptibilidad difiere entre poblaciones de la misma especie. Muchas especies solo fueron infectadas experimentalmente (ej. *Aedes albifasciatus*) y, entre las que se hallaron naturalmente infectadas, solo en algunos casos se halló la forma infectante en la proboscis del insecto. Más aún, estos casos tampoco demuestran que el parásito pueda completar el ciclo de transmisión en una futura picadura del mosquito. Uno de los principales motivos por el que existen escasos registros de vectores en condiciones naturales, es el bajo porcentaje de mosquitos hallados infectados (Tabla 1). Los estudios de campo en distintas regiones sugieren que los valores de infección en el vector son inferiores al 5 %, con muy pocas excepciones. Un problema adicional que ha dificultado las investigaciones de los potenciales vectores ha sido la identificación de las larvas de *D. immitis* recuperadas a partir de mosquitos colectados a campo. En muchos casos, estas identificaciones tienen un carácter presuntivo (ej. Vezzani *et al*., 2006) y el desarrollo de técnicas moleculares específicas para larvas de filáridos ha permitido elevar el grado de certeza de muchas especies incriminadas como potenciales vectores (McCall *et al*., 2008). Además de la capacidad para desarrollar el parásito hasta el estadio infectante, otros factores ecológicos deben ser considerados para incriminar a una especie de mosquito en la transmisión, como ser su hábitat (ej. urbano, rural, silvestre), abundancia estacional, tamaño poblacional, longevidad, rango de vuelo, actividad circadiana y preferencia alimentaria (Ludlam *et al*., 1970; Ledesma y Harrington, 2011; Dantas-Torres y Otranto, 2013).

Tabla 1. Prevalencia de *Dirofilaria immitis* en distintas especies de mosquitos encontradas con infección natural en estudios de campo.

	% de mosquitos infectados	País	Referencia
Aedes aegypti	2,2*	Argentina	Vezzani *et al.* (2011b)
	0,2	Argentina	Vezzani *et al.* (2006)
Aedes albopictus	1,3	Taiwan	Wu *et al.* (1997)
	3,7	Taiwan	Lai *et al.* (2001)
	2,1*	EEUU	Licitra *et al.* (2010)
	1,6*	EEUU	Paras *et al.* (2014)
Aedes polynesiensis Marks	1,1 y 1,8*	Polinesia	Chambers *et al.* (2009)
Aedes vexans Meigen	0,4*	Turquía	Yildirim *et al.* (2011)
	2,2*	EEUU	Huang *et al.* (2013)
	1,9*	EEUU	McKay *et al.* (2013)
Aedes melanimon Dyar	4,6*	EEUU	Huang *et al.* (2013)
Aedes scapularis	1,8	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)
Aedes taeniorhynchus Wiedemann	3	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)

	% de mosquitos infectados	País	Referencia
	6,2	Mexico	Manrique-Saide *et al.* (2010)
Anopheles crucians Wiedemann	1,3*	EEUU	Licitra *et al.* (2010)
Anopheles maculipennis Meigen	10,5*	Italia	Cancrini *et al.* (2006)
Anopheles punctipennis Say	0,8*	EEUU	Licitra *et al.* (2010)
Anopheles quadrimaculatus Say	1,4*	EEUU	McKay *et al.* (2013)
Culex pipiens	0,3*	Italia	Cancrini *et al.* (2006)
	0,1*	Turquía	Yildirim *et al.* (2011)
	3,7	EEUU	Huang *et al.* (2013)
Culex quinquefasciatus	0,9	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)
	4,3	Taiwan	Lai *et al.* (2001)
	4,3	Taiwan	Wu *et al.* (1997)
	2,1	EEUU	McKay *et al.* (2013)
Culex pipiens (complejo)	0,3	Argentina	Vezzani *et al.* (2006)
	0,7*	Argentina	Vezzani *et al.* (2011b)
Culex declarator	0,3	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)
Culex saltanensis	5,9	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)
Culex tarsalis Coquillett	1,9*	EEUU	Huang *et al.* (2013)
Culiseta incidens Thomson	2,8*	EEUU	Huang *et al.* (2013)
Culiseta inornata Williston	2,6*	EEUU	Huang *et al.* (2013)
Psorophora columbiae Dyar y Knab	1,7*	EEUU	Paras *et al.* (2014)
Wyeomyia bourrouli Lutz	2,3	Brasil	Labarthe *et al.* (1998)

* Prevalencia mínima asumiendo un solo individuo positivo por pool testeado mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR del inglés *polymerase chain reaction*).

El contexto en América

Dirofilaria immitis es el responsable indiscutido tanto de la dirofilariasis canina como de la dirofilariasis pulmonar humana en América, y la gran mayoría de los registros en animales domésticos, silvestres y humanos corresponden a esta especie. Sin embargo, al menos otras 11 especies del género están bien documentadas en fauna silvestre del continente: *Dirofilaria freitasi* Machado de Mendonca, *Dirofilaria lutrae* Orihel y Beaver, *Dirofilaria cancrivori* Eberhard, *Dirofilaria acutiuscula* Molin, *Dirofilaria macrodemos* Eberhard, *Dirofilaria panamensis* Eberhard, *Dirofilaria subdermata* Monnig, *D. tenius*, *D. ursi*, *D. striata* y *D. spectans* (Canestri Trotti *et al*., 1997; Vicente *et al*., 1997). Las últimas cuatro han sido encontradas además infectando al hombre: infección subcutánea por *D. tenius* y *D. ursi*, ocular por *D. striata*, y en arterias de la mano por *D. spectans* (Orihel y Eberhard, 1998; Dantas-Torres y Otranto, 2013). Sobre ninguno de estos parásitos existe información acerca de las especies de mosquito que actúan como vectores (*D. ursi* es transmitido por simúlidos), y probablemente el número de especies de *Dirofilaria* potencialmente zoonóticas está subestimado en el continente. Además de estas especies de reconocida validez, un estudio reciente de López *et al*. (2012) sugiere la presencia de una potencial nueva especie en caninos de Chile, a la cual describen morfológica y molecularmente cercana a *D. repens*.

La dirofilariasis pulmonar humana por *D. immitis* está documentada solo en seis países del continente. La mayoría de los casos (110) corresponden al sudeste de Estados Unidos donde las prevalencias caninas son muy elevadas (Theis, 2005). En Brasil, principalmente en Río de Janeiro, San Pablo y Florianópolis, existen otros 50 registros, y apenas unos pocos casos aislados están documentados en Costa Rica, Venezuela, Colombia y Argentina (Vezzani *et al*., 2006; Simón *et al*., 2012; Dantas-Torres y Otranto, 2013; Rojas *et al*., 2015). Considerando que la dirofilariasis canina está distribuida en casi todos los países del continente y el carácter benigno de la infección en el hombre, es muy probable que el número de casos humanos y de países con registros esté ampliamente subestimado. Más aún, existen confirmaciones por técnicas moleculares de localizaciones extrapulmonares de *D. immitis* en el hombre, como ser ejemplares inmaduros en hígado y arteria testicular (McCall *et al*., 2008). Estos casos probablemente son aún más difíciles de atribuir a *D. immitis* y pasan desapercibidos en regiones donde la enfermedad es desconocida hasta el momento.

Respecto a la dirofilariasis canina, la información existente hasta el 2006 en Sudamérica fue compilada en Labarthe y Guerrero (2005) y Vezzani *et al*. (2006). Básicamente, la infección en el perro está ampliamente distribuida y bien documentada durante las últimas décadas en Brasil, Argentina, Perú y

Colombia. Además, algunos registros históricos sugieren su presencia en Venezuela, Surinam, Guayana y Paraguay. Más recientemente, la dirofilariasis canina por *D. immitis* fue confirmada en Venezuela (Guilarte *et al*., 2011), Bolivia (Bronson *et al.*, 2008) y Ecuador, tanto en el archipiélago de Galápagos como en territorio continental (Levy *et al*., 2008; Olaya Martínez, 2015). Actualmente, Guyana Francesa, Uruguay y Chile siguen sin reportar la presencia de *D. immitis*. En Chile se han realizado varios estudios pero los resultados han sido negativos (Vezzani *et al*., 2006; López *et al*., 2012). Por su parte, Uruguay tiene las condiciones adecuadas para la presencia de *D. immitis*, principalmente temperatura, presencia de vectores potenciales y proximidad a regiones endémicas en países vecinos (Cuervo *et al.*, 2013a); sin embargo, tampoco hubo registros hasta el momento, ya sea por ausencia del parásito o de su búsqueda. Hacia el norte del continente, existen reportes prácticamente en todos los países del Caribe y América Central (Kozek *et al.*, 1995; Rojas *et al.*, 2015), México (Labarthe y Guerrero, 2005), Estados Unidos (Wang *et al*., 2014) y Canadá (Klotins *et al*., 2000). Al igual que lo descrito en distintas regiones de Europa, la prevalencia canina en América es extremadamente variable a nivel local. Por ejemplo, un estudio de gran magnitud realizado recientemente en Brasil describe rangos de prevalencia canina tan amplios y diversos entre localidades de una misma región como 2,1-31,8 % en el sur, 2,8-62,2 % en el sudeste, y 20-49,5 % en el noreste (Labarthe *et al.*, 2014). De modo similar, los relevamientos realizados por el Consejo para los Parásitos de los Animales de Compañía (*Companion Animal Parasite Council* en inglés) muestran un mapa de Estados Unidos totalmente fragmentado en rangos de prevalencias tan disímiles como 0,3-0,4 % y 5-100 % (Wang *et al*., 2014). Este escenario se repite en cada región donde existen suficientes datos para ser analizados espacialmente, sugiriendo que la prevalencia canina está fuertemente influenciada por diversos factores locales. Por ejemplo, en Estados Unidos, según Wang *et al.* (2014) los factores claves identificados son el ingreso medio de los pobladores, la temperatura anual, la elevación, la presencia de 3 especies de mosquitos vectores, y la interacción entre dichos factores.

Respecto de las especies de mosquitos incriminadas como vectores de *D. immitis*, la información en el continente es muy escasa en comparación con la existente para las poblaciones caninas infectadas. Solo hay datos publicados para Estados Unidos, México, Brasil y Argentina. Sin duda alguna, es en el primero de estos países donde se han desarrollado la mayor cantidad de investigaciones. Una extensa revisión de 28 estudios compilados por Ledesma y Harrington (2011) indica que al menos 24 especies de mosquitos han sido encontradas naturalmente infectadas con larvas 3 infectivas en el territorio estadounidense. Basándose en las abundancias poblacionales de los mosquitos en los estados con mayor prevalencia de dirofilariasis canina, estos autores sugieren como mejores vectores potenciales a *Aedes albopictus*, *Aedes canadensis* Theobald, *Aedes trivittatus* Coquillet, *Aedes vexans*, *Anopheles crucians*, *Anopheles punctipennis*, *Anopheles quadrimaculatus* y *Culex quinquefasciatus*. Posteriormente, otros autores detectaron en distintas regiones entre 7 y 15 especies naturalmente infectadas, señalando como mejores candidatos a *Culex pipiens* y *Culex tarsalis* en el oeste (Huang *et al*., 2013), y a *Ae. vexans*, *An. quadrimaculatus*, *Ae. albopictus* y *Psorophora columbia* en el centro del país (McKay *et al*., 2013; Paras *et al.,* 2014). En México, nueve especies fueron encontradas naturalmente infectadas con el parásito; *Aedes taeniorhynchus* Wiedemann, *An. crucians*, *Cx. quinquefasciatus*, *Aedes sollicitans* Walker, *Anopheles albimanus*, *Anopheles pseudopunctipennis*, *Culex coronator*, *Aedes aegypti*, y *Aedes scapularis* (Manrique-Saide *et al*., 2008; 2010). Sin embargo, solo en las dos primeras se detectaron larvas infectantes en cabeza y de éstas, *Ae. taeniorhynchus* fue incriminado como el vector principal dada las elevadas tasas de infección observadas. La información disponible para Brasil fue compilada por Vezzani *et al*. (2006) y, hasta nuestro conocimiento, posteriormente solo se realizaron dos nuevas investigaciones (De Carvalho *et al*., 2008; Ogawa *et al*., 2013). Básicamente, en Brasil ocho especies fueron señaladas como potenciales vectores en distinto grado. De estas, *Ae. taeniorhynchus*, *Ae. scapularis*, y *Cx. quinquefasciatus* fueron encontradas naturalmente infectados con larvas 3; *Aedes fluviatilis*, *Ae. scapularis*, *Cx. quinquefasciatus*, y *Ae. aegypti* fueron infectados experimentalmente; mientras que *Culex declarator*, *Culex saltanensis*, y *Wyeomyia bourrouli* solo fueron hallados con larvas no infectivas. En resumen, a lo largo del continente americano existe un gran número de especies de distintos géneros que han sido incriminados como vectores, y la información disponible sugiere que el vector principal suele ser distinto a nivel local.

Situación en Argentina

El estado del conocimiento hasta 2006 sobre *D. immitis* en perros, fauna silvestre, humanos y mosquitos en Argentina fue compilada por Vezzani *et al*. (2006). Las publicaciones posteriores corresponden a Vezzani y Carbajo (2006), Notarnicola y Navone (2007), Rosa *et al*. (2008; 2010), Vezzani *et al.* (2011a; 2011b), Uhart *et al*. (2012), Cuervo *et al*. (2013a; 2013b; 2014; 2015) y Orozco *et al*. (2014).

El primer registro formal de *D. immitis* en el país corresponde a Mazza y Romaña en el norte de Santa Fe en 1931. A pesar que dicha identificación de la especie fue la única hasta 1983, varios autores describieron entre 1926 y 1950 microfilarias no identificadas (o identificadas erróneamente como *D. repens*) en perros de Salta, Jujuy, Tucumán y Buenos Aires. Algunas de estas descripciones fueron luego desestimadas y probablemente hayan sido ejemplares de *Acanthocheilonema reconditum* Grassi (transmitido por pulgas) o algún otro filárido silvestre desconocido. A partir de 1983, varios estudios estimaron las prevalencias de *D. immitis* en perros de Santa Fe, Corrientes, Buenos Aires, Formosa, Chaco, Misiones y Entre Ríos. Al igual que lo observado en otros países, los rangos de prevalencias difieren mucho entre provincias e incluso entre localidades de la misma provincia, siendo 8 % la estimación más plausible a nivel nacional, y 74 % el mayor valor observado para un ambiente rural en Formosa (Vezzani *et al*., 2006).

Durante la última década, nuevos estudios han aportado información muy valiosa que permite ampliar la distribución geográfica del parásito hacia el noroeste, centro, y centro-oeste del país. El primero corresponde a Salta, donde se encontraron ocho perros positivos a *D. immitis* entre los 104 estudiados (Rosa *et al*., 2008); solo existía en la provincia un registro aislado del parásito infectando a un coatí en 1926. El segundo estudio reporta un 2 % de prevalencia en Córdoba pero no informan el número de animales involucrados ni los detalles metodológicos (Rosa *et al*., 2010). También próximo al centro del país, fue detectado un 58 % (n = 107) de prevalencia por serología en perros domésticos de ambientes rurales del sudeste de la provincia de Santiago del Estero (Orozco *et al*., 2014). Cuervo *et al*. (2013b) confirmó mediante técnicas morfológicas y moleculares la presencia de *D. immitis* en las provincias de San Juan (caso humano sin historia de viaje) y Mendoza (caso canino), y en esta última detectó posteriormente una bajísima prevalencia canina (3/850 = 0,3 %). Sin embargo, en una localidad rural del norte de la provincia de Mendoza los mismos investigadores registraron mediante la técnica de Knott modificada una de las mayores prevalencias en el país (33/64 = 51,6 %; Cuervo *et al*., 2014). Estos últimos estudios son de gran importancia ya que amplían considerablemente la distribución geográfica hacia el límite oeste del territorio, en una región árida. Los registros más al sur que existen de *D. immitis* en perros corresponden a los alrededores de La Plata y probablemente sea este el límite sur de distribución del parásito. Sin embargo, existe un registro aislado más al sur que corresponde a una infección en gato montés, *Leopardus geoffroyi* d'Orbigny y Gervais, en la provincia de La Pampa (Uhart *et al*., 2012). Actualmente, la dirofilariasis canina se extiende en 11 provincias: Salta, Formosa, Chaco, Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Santa Fe, Santiago del Estero, Córdoba, Mendoza y Buenos Aires. La presencia de *D. immitis* en San Juan y La Pampa debería ser confirmada mediante su búsqueda en perros. Además, dado el escenario de distribución conocido y los mapas teóricos elaborados (Vezzani y Carbajo, 2006; Cuervo *et al*., 2013a; 2015), es muy probable que también este presente en Jujuy, Tucumán, Catamarca, La Rioja y San Luis.

Respecto de los factores claves que determinarían la prevalencia canina, el conjunto de valores registrados en el país parecería sugerir que las poblaciones caninas rurales son las que presentan mayor riesgo; los estudios en comunidades rurales de Mendoza, Formosa y Santiago del Estero registraron valores superiores al 50 %. A una escala de mayor detalle, un estudio que incluyó más de 19.000 muestras de sangre canina del Gran Buenos Aires sugirió que dentro del ambiente urbano, los niveles intermedios de urbanización son los que presentan la mayor prevalencia en el límite sur de distribución del parásito (Vezzani *et al*., 2011a). En el mismo estudio, se observó que la prevalencia anual en la región sufrió una disminución del 3,90 % en 2001 a 1,17 % en 2006, y se analizaron algunos factores de riesgo asociados a la infección. Al igual que lo reportado en distintos países, la prevalencia canina mostró una gran heterogeneidad espacial, siendo positivas 32 localidades de las 65 evaluadas con valores de 0,2 % a 6,7 %.

Solo seis casos de dirofilariasis humana son conocidos en Argentina. Los cuatro casos pulmonares fueron atribuidos a *D. immitis* por técnicas histológicas y corresponden a las provincias de Buenos Aires y Corrientes. El quinto caso es de nódulos subcutáneos en tórax y cabeza, también en la provincia de Buenos Aires, pero la especie no fue identificada (Vezzani *et al*., 2006). Finalmente, el caso más reciente, reportado por Cuervo *et al*. (2013b) en una zona rural de San Juan corresponde a tejido subcutáneo de la órbita ocular y fue confirmado por técni-

cas moleculares como *D. immitis*.

Al igual que con los casos humanos, la detección de *D. immitis* en fauna silvestre de nuestro país sigue siendo muy escasa y esporádica. A los siete ejemplares de coatí (*Nasua solitaria* Linnaeus) infectados en Salta y Formosa (Vezzani *et al*., 2006) se suma el registro de un ejemplar de gato montés (*Leopardus geoffroyi*; n = 35) en Lihue Calel, La Pampa (Uhart *et al*., 2012), y dos ejemplares de aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus* Illiger; n = 3) en Santiago del Estero (Orozco *et al*., 2014).

Ninguna otra especie del género ha sido confirmada hasta ahora en Argentina y de modo general está asumido que *D. immitis* es la única especie, al menos en perros. Sin embargo, en un estudio realizado en 2011-2013 en la ciudad de Neuquén se detectaron ocho perros microfilarémicos negativos a *D. immitis* por serología y PCR. En los estudios morfométricos de las microfilarias se obtuvo una media de 370 micras de largo y 7,1 micras de ancho, valores muy lejanos a *D. immitis*. Respecto de la especie a la que pertenecen las microfilarias de estos hallazgos, en los ensayos moleculares (PCR seguida de secuenciación) no se han obtenido homologías superiores al 97 % con otros filáridos hasta el momento (datos no publicados; Vezzani D, Moré G, Eiras DF). Más estudios son necesarios para avanzar sobre la identificación de este filárido del extremo norte de nuestra patagonia.

Los aspectos relacionados con las especies de mosquitos que actúan como vectores de *D. immitis* en Argentina son sin duda los menos explorados. Durante la década del 40, en una serie de experimentos se logró infectar y sostener el desarrollo del parásito hasta larvas 3 en *Mansonia titillans*, *Ae. albifasciatus* y *Psorophora cyanescens*. Luego, en los 90' varios estudios de campo en áreas naturales de la provincia de Buenos Aires (Punta Lara) encontraron ejemplares de *Ae. albifasciatus*, *Ae. crinifer*, *Culex dolosus* y *Psopophora ferox* con larvas pertenecientes a la familia Onchocercidae en el hemocele; *Ae. crinifer* también en túbulos de Malpighi. Este último podría pertenecer presuntamente a *D. immitis* o a alguna especie de *Dirofilaria* silvestre (Vezzani *et al*., 2006). Otra búsqueda más reciente de mosquitos infectados en Quilmes y La Plata arrojó resultados negativos entre los 412 ejemplares de *Ae. albifasciatus*, *Cx. pipiens*, *Psorophora albigenu*, *Ae. aegypti* y *Ae. crinifer* estudiados (Notarnicola y Navone, 2007). Hasta el presente, solo *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens s.l.* han sido encontrados infectados naturalmente con *D. immitis*, pero en muy bajos porcentajes (Tabla 1) y solo con larvas no infectivas en los túbulos de Malpighi (Vezzani *et al*. 2006, 2011b). Entre ambos estudios se colectaron y examinaron 2.833 ejemplares de 20 especies de mosquitos en ambientes urbanos del Gran Buenos Aires, estando representado el 70 % de las capturas por *Ae. aegypti, Cx. pipiens* y *Ae. albifasciatus*. En otras palabras, las especies señaladas como vectores fueron simplemente las más abundantes a nivel local. Esto podría sugerir, como fue mencionado para otros países de América, que las especies implicadas en la transmisión difieran a lo largo y ancho de la Argentina, e incluso de la provincia de Buenos Aires si se incluyesen los ambientes rurales en futuros estudio.

De la información compilada para otros países del continente surge que, de 43 especies de mosquitos incriminadas como vectores por haberse encontrado naturalmente infectadas por *D. immitis*, hay 12 que se encuentran en Argentina y podrían considerarse *a priori* como potenciales vectores en nuestro país. Además, se sumarían a dicha lista aquellas infectadas experimentalmente en Brasil y Argentina (Tabla 2).

Tabla 2. Potenciales vectores de *Dirofilaria immitis* en Argentina en base a la información compilada para América; ver referencias en la sección "contexto en América".

	Estados Unidos	México	Brasil	Argentina
Aedes aegypti		L1-2	EX	L1-2
Aedes albopictus	L3			
Aedes scapularis		L1-2	L3, EX	
Aedes fluviatilis			EX	
Aedes albifasciatus				EX
Aedes crinifer				L1-2*
Culex pipiens	L3			L1-2**
Culex quinquefasciatus	L3	L1-2	L3, EX	L1-2**
Culex saltanensis			L1-2	
Culex coronator		L1-2		
Psorophora ferox	L3			
Psorophora ciliata	L3			
Psorophora cyanescens	L3			EX
Anopheles pseudopunctipenis		L1-2		
Mansonia titillans				EX

L1-2: solo se hallaron estadios no infectivos de *D. immitis*.
L3: se hallaron estadios infectivos de *D. immitis*.
EX: infección experimental.
* *Dirofilaria* sp. en túbulos de Malpighi.
** No se diferenciaron *Cx. pipiens* y *Cx. quinquefasciatus*.

Consideraciones finales y direcciones futuras

La dirofilariasis en Argentina es endémica al menos en 11 provincias y espacialmente muy heterogénea. Si bien es cierto que es uno de los pocos países del continente donde se han realizado estudios relacionados tanto con la prevalencia canina como con los casos humanos, en fauna silvestre y sobre sus vectores, también resulta evidente que dichos datos están fragmentados y presentan grandes vacíos de información en varios de sus aspectos ecoepidemiológicos. Tanto los valores de prevalencia canina como las especies de mosquitos que actúan como vectores varían localmente a través de todo el continente. En este sentido, todo estudio a nivel local aporta información valiosa para la construcción del rompecabezas que parecería ser la dirofilariasis. Sin embargo, son necesarias investigaciones de mayor amplitud y que abarquen distintas regiones climáticas así como también incluyendo ambientes urbanos, rurales y silvestres, tanto para el estudio de la infección en el perro como de los mosquitos que trasmiten el parásito.

Una de las mayores dificultades que presenta la temática en toda América es la identificación de los filáridos, particularmente en humanos y mosquitos. En muchos casos humanos la identificación es presuntiva en base a la localización del parásito, pero existe suficiente evidencia acumulada sobre localizaciones ectópicas que permite cuestionar la validez de dichos registros si no se comprueban mediante metodologías más específicas. Respecto de las especies de mosquitos involucradas en la transmisión, la identificación de un filárido en los túbulos de Malpighi permite tener la certeza de que se trata de una especie del género *Dirofilaria*. Sin embargo, para identificar cualquiera de los estadios del parásito en el vector es imprescindible el uso de técnicas moleculares.

Entre las principales prioridades respecto a futuras investigaciones de la dirofilariasis en Argentina se destacan:

- confirmar la presencia del parásito en San Juan y La Pampa mediante su búsqueda en la población canina,
- evaluar su presencia en Jujuy, Tucumán, Catamarca, La Rioja y San Luis, donde presumiblemente debería estar presente,
- realizar un relevamiento de alcance nacional que permita estimar prevalencias provinciales con tamaños muestrales apropiados,
- diseñar estudios ecológicos que permitan comparar dentro de una misma región los valores de prevalencia canina y las especies vectores en ambientes urbanos, rurales y silvestres,
- determinar las especies de mosquitos involucradas en la transmisión en distintas zonas endémicas,
- buscar en fauna silvestre tanto a *D. immitis* como otras especies del género *Dirofilaria* desconocidas y establecer sus potenciales zoonóticos.

Bibliografía

1. Anderson RC. 2000. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission, 2° ed. CAB international.
2. Bronson E, Emmons LH, Murray S, Dubovi EJ, Deem SL. 2008. Serosurvey of pathogens in domestic dogs on the border of Noël Kempff Mercado National Park, Bolivia. J Zoo Wildl Med. 39: 28-36.
3. Cancrini G, Magi M, Gabrielli S, Arispici M, Tolari F, Dell'Omodarme M, Prati MC. 2006. Natural vectors of dirofilariasis in rural and urban areas of the Tuscan Region, Central Italy. J Med Entomol. 43: 574-579.
4. Canestri Trotti G, Pampiglione S, Rivasi F. 1997. The species of the genus *Dirofilaria* Railliet & Henry, 1911. Parassitologia. 39: 369-374.
5. Chambers EW, McClintock SK, Avery MF, King JD, Bradley MH, Schmaedick MA, Lammie PJ, Burkot TR. 2009. Xenomonitoring of *Wuchereria bancrofti* and *Dirofilaria immitis* infections in mosquitoes from American Samoa: trapping considerations and a comparison of polymerase chain reaction assays with dissection. Am J Trop Med Hyg. 80: 774-781.
6. Chapman AD. 2009. Numbers of Living Species in Australia and the World. 2° Ed. Australian Biodiversity Information Services, Toowoomba, Australia.
7. Cuervo PF, Cataldo S, Rodríguez MB, Fantozzi C, Pedrosa A, Lencinas P, Mera y Sierra R. 2014. Dirofilariasis canina en zona árida de la provincia de Mendoza, Argentina. III Congreso Panamericano de Zoonosis, La Plata, 4 al 6 de junio de 2014.
8. Cuervo PF, Fantozzi MC, Di Cataldo S, Cringoli G, Mera y Sierra R, Rinaldi L. 2013a. Analysis of climate and extrinsic incubation of *Dirofilaria immitis* in southern South America. Geospat Health. 8: 175-181.
9. Cuervo PF, Mera y Sierra R, Waisman V, Gerbeno L, Sidoti L, Albonico F, Mariconti M, Mortarino M, Pepe P, Cringoli G, Genchi C, Rinaldi L. 2013b. Detection of *Dirofilaria immitis* in mid-western arid Argentina. Acta Parasitol. 58: 612-614.
10. Cuervo PF, Rinaldi L, Cringoli G. 2015. Modeling the extrinsic incubation of *Dirofilaria immitis* in South America based on monthly and continuous climatic data. Vet Parasitol. 209: 70-75.
11. Dantas-Torres F, Otranto D. 2013. Dirofilariosis in the Americas: a more virulent *Dirofilaria immitis*? Parasit Vectors. 6: 288.
12. De Carvalho GA, Alves LC, Maia RT, Andrade CFS, Ramos RAN, Faustino RAG. 2008. Vector competence of *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 exposed to different densities of microfilariae of *Dirofilaria immitis* (Leidy, 1856). Rev Bras Entomol. 52: 658-662.
13. Furtado AP, Melo FTV, Giese EG, Santos JN. 2010 Morphological redescription of *Dirofilaria immitis*. J Parasitol. 96: 499-504.
14. Genchi C, Bandi, C, Kramer L, Epis S. 2014. *Dirofilaria* infections in humans and other zoonotic filarioses. En: Helminth Infections and Their Impact on Global Public Health, (Ed. F Bruschi). Springer-Verlag Wien.
15. Guilarte DV, Gomez Martinez E, El-Hen F, Guzmán R, Blondell D, Tulio Diaz M, Santiago J. 2011. Diagnóstico de *Dirofilaria immitis* en el

municipio Sucre, estado Sucre, Venezuela. Bol Dir Malariol San Amb. 51: 51-58.
16. Huang S, Smith DJ, Molaei G, Andreadis TG, Larsen SE, Lucchesi EF. 2013 Prevalence of *Dirofilaria immitis* (Spirurida: Onchocercidae) infection in *Aedes, Culex*, and *Culiseta* mosquitoes from North San Joaquin Valley, CA. J Med Entomol. 50: 1315-1323.
17. Klotins KC, Martin SW, Bonnett BN, Peregrine AS. 2000. Canine heartworm testing in Canada: Are we being effective? Can Vet J. 41: 929-937.
18. Kozek WJ, Vazquez AE, Gonzalez C, Iguina J, Sanchez E, de Jesus F, Cardona CJ, Gomez C, Seneriz R, Diaz-Umpierre J. 1995. Prevalence of canine filariae in Puerto Rico and the Caribbean. En: Proceedings of the Heartworm Symposium '95 (Eds. D Soll y DH Knight). American Heartworm Society, Batavia, Illinois.
19. Labarthe N, Guerrero J. 2005. Epidemiology of heartworm: What is happening in South America and Mexico? Vet Parasitol. 133: 149-156.
20. Labarthe N, Serrão M, Melo Y, Oliveira S, Lourenço de Oliveira R. 1998. Potential vectors of *Dirofilaria immitis* (Leidy, 1856) in Itacoatiara, oceanic region of Niterói Municipality, State of Rio de Janeiro, Brazil. Mem Inst Oswaldo Cruz. 93: 425-432.
21. Labarthe NV, Paiva JP, Reifur L, Mendes de Almeida F, Merlo A, Pinto CJ, Juliani PS, Almeida MA, Alves LC. 2014. Updated canine infection rates for *Dirofilaria immitis* in areas of Brazil previously identified as having a high incidence of heartworm-infected dogs. Parasit Vectors. 7: 493.
22. Lai CH, Tung K, Ooi HK, Wang JS. 2001. Susceptibility of mosquitoes in central Taiwan to natural infections of *Dirofilaria immitis*. Med Vet Entomol. 15: 64-67.
23. Ledesma N, Harrington L. 2011. Mosquito vectors of dog heartworm in the United States: vector status and factors influencing transmission efficiency. Top Companion Anim Med. 26: 178-185.
24. Levy JK, Crawford PC, Lappin MR, Dubovi EJ, Levy MG, Alleman R, Tucker SJ, Clifford EL. 2008. Infectious diseases of dogs and cats on Isabela Island, Galápagos. J Vet Intern Med. 22: 60-65.
25. Licitra B, Chambers EW, Kelly R, Burkot TR. 2010. Detection of *Dirofilaria immitis* (Nematoda: Filarioidea) by polymerase chain reaction in *Aedes albopictus, Anopheles punctipennis*, and *Anopheles crucians* (Diptera: Culicidae) from Georgia, USA. J Med Entomol. 47: 634-638.
26. López J, Valiente-Echeverría F, Carrasco M, Mercado R, Abarca K. 2012. Morphological and molecular identification of canine filariae in a semi-rural district of the metropolitan region in Chile. Rev Chilena Infectol. 29: 248-289.
27. Ludlam KW, Jachowski JrMS, Otto GF. 1970. Potential vectors of *Dirofilaria immitis*. J Am Vet Med Assoc. 157: 1354-1359.
28. Manrique-Saide P, Bolio-González M, Sauri-Arceo C, Dzib-Florez S, Zapata-Peniche A. 2008. *Ochlerotatus taeniorhynchus*: A probable vector of *Dirofilaria immitis* in coastal areas of Yucatan, Mexico. J Med Entomol. 45: 169-171.
29. Manrique-Saide P, Escobedo-Ortegón J, Bolio-González M, Sauri-Arceo C, Dzib-Florez S, Guillermo-May G, Ceh-Pavía E, Lenhart A. 2010. Incrimination of the mosquito, *Aedes taeniorhynchus*, as the primary vector of heartworm, *Dirofilaria immitis*, in coastal Yucatan, Mexico. Med Vet Entomol. 24: 456-460.
30. McCall JW, Genchi C, Kramer LH, Guerrero J, Venco L. 2008. Heartworm disease in animals and humans. Adv Parasitol. 66: 193-285.
31. Mckay T, Bianco T, Rhodes L, Barnett S. 2013. Prevalence of *Dirofilaria immitis* (Nematoda: Filarioidea) in mosquitoes from Northeast Arkansas, the United States. J Med Entomol. 50: 871-878.
32. Notarnicola J, Navone G. 2007. Dirofilariosis canina: microfilaremia en perros de la ribera del Río de la PLata, Argentina. Rev Vet. 18: 95-100.
33. Ogawa GM, Neves da Cruz E, Cunha PNA, Camargo LMA. 2013. Canine heartworm disease in Porto Velho: first record, distribution map and occurrence of positive mosquitoes. Rev Bras Parasitol Vet. 22: 559-564.
34. Olaya Martínez E. 2015. Diagnóstico hematológico y caracterización de patógenos transmitidos por vectores en caninos de la ciudad de Guayaquil, Ecuador. Tesis de la carrera de Especialización en diagnóstico de laboratorio veterinario, FCV, UNLP, La Plata.
35. Orihel T, Eberhard M. 1998. Zoonotic filariasis. Clin Microb Rev. 11: 366-381.
36. Orozco MM, Ceballos LA, Pino MC, Gürtler RE. 2014. Local threats and potential infectious hazards to maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*) in the southeastern Argentine Chaco. Mammalia. 78: 339-349.
37. Pampiglione S, Rivasi F, Gustinelli A. 2009. Dirofilarial human cases in the Old World, attributed to *Dirofilaria immitis*: a critical analysis. Histopathology. 54: 192-204.
38. Paras KL, O'Brien VA, Reiskind MH. 2014. Comparison of the vector potential of different mosquito species for the transmission of heartworm, *Dirofilaria immitis*, in rural and urban areas in and surrounding Stillwater, Oklahoma, U.S.A. Med Vet Entomol. 28: 60-67.
39. Rojas A, Rojas D, Montenegro VM, Baneth G. 2015 Detection of *Dirofilaria immitis* and other arthropod-borne filarioids by an HRM real-time qPCR, blood-concentrating techniques and a serological assay in dogs from Costa Rica. Parasit Vectors. 8: 170.
40. Rosa A, Ribicich M, Cardillo N, Betti A, Hallú R. 2008. Dirofilariosis canina en la ciudad de Salta y sus alrededores, Argentina. Estudio preliminar. Rev Med Vet (B Aires). 89: 99-103.
41. Rosa A, Ribicich M, Cardillo N, Betti A. 2010. Dirofilariosis canina. Diagnóstico, prevalencia y tratamiento. En: Jornadas de la Asociación Argentina de Parasitología Veterinaria; Buenos Aires, 18 al 20 de mayo de 2010.
42. Sano Y, Aoki M, Takahashi H, Miura M, Komatsu M, Abe Y, Kakino J, Itagaki T. 2005. The first record of *Dirofilaria immitis* infection in a Humboldt Penguin, *Spheniscus humboldti*. J Parasitol. 91: 1235-1237.
43. Simón F, Morchón R, Gonzalez-Miguel J, Marcos-Atxutegi C, Siles-Lucas M. 2009. What is new about animal and human dirofilariosis? Trends Parasitol. 25: 404-409.
44. Simón F, Siles-Lucal M, Morchón R, González-Miguel J, Mellado I, Carretón E, Montoya-Alonso JA. 2012. Human and animal dirofilariasis: the emergence of a zoonotic mosaic. Clin Microbiol Rev. 25: 507-543.
45. Taylor E. 1960. The development of *Dirofilaria immitis* in the mosquito *Aedes aegypti*. J Helminthol. 34: 27-38.
46. Theis J. 2005. Public health aspects of dirofilariasis in the United States. Vet Parasitol. 133: 157-180.
47. To KK, Wong SS, Poon RW, Trendell-Smith NJ, Ngan AH, Lam JW, Tang TH, AhChong AK, Kan JC, Chan KH, Yuen KY. 2012. A novel *Dirofilaria* species causing human and canine infections in Hong Kong. J Clin Microbiol. 50: 3534-3541.
48. Uhart MM, Rago MV, Marull CA, Ferreyra HV, Pereira JA. 2012. Exposure to selected pathogens in Geoffroy's cats and domestic carnivores from central Argentina. J Wildl Dis. 48: 899-909.
49. Vezzani D, Carbajo AE, Fontanarrosa MF, Scodellaro CF, Basabe J, Cangiano G, Eiras DF. 2011a. Epidemiology of canine heartworm in its southern distribution limit in South America: Risk factors, inter-annual trend and spatial patterns. Vet Parasitol. 176: 240-249.
50. Vezzani D, Carbajo AE. 2006. Spatial and temporal transmission risk of *Dirofilaria immitis* in Argentina. Int J Parasitol. 26: 1463-1472.
51. Vezzani D, Eiras DF, Wisnivesky C. 2006. Dirofilariasis in Argentina: Historical review and first report of *Dirofilaria immitis* in a natural mosquito population. Vet Parasitol. 136: 259-273.
52. Vezzani D, Mesplet M, Eiras DF, Fontanarrosa MF, Schnittger L. 2011b. PCR detection of *Dirofilaria immitis* in *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* from urban temperate Argentina. Parasitol Res. 108: 985-989.
53. Vicente JJ, Rodrigues HO, Gomes DC, Pinto RM. 1997. Nematóides do Brasil. Parte V: nematóides de mamíferos. Rev Bras Zool. 14: 1-452.
54. Wang D, Bowman DD, Brown HE, Harrington LC, Kaufman PE, McKay T, Nelson CT, Sharp JL, Lund R. 2014. Factors influencing U.S. canine heartworm (*Dirofilaria immitis*) prevalence. Parasit Vectors. 7: 264.
55. Wu CC, Chen CC, Fan PC. 1997. Natural infection of mosquitoes with *Dirofilaria immitis* in northern Taiwan. J Chinese Soc Vet Sci. 23: 12-20.
56. Yildirim A, Inci A, Duzlu O, Biskin Z, Ica A, Sahin I. 2011. *Aedes vexans* and *Culex pipiens* as the potential vectors of *Dirofilaria immitis* in Central Turkey. Vet Parasitol. 178: 143-147.

Mapas de riesgo de enfermedades transmitidas por mosquitos

Aníbal E. **Carbajo**[1]
Darío **Vezzani**[2]

[1]Laboratorio de Ecología de Enfermedades Transmitidas por Vectores (2eTV), Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín - CONICET. San Martín, Buenos Aires.
[2]ECOSISTEMAS, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (UNICEN) y CONICET. Tandil, Buenos Aires.

acarbajo@unsam.edu.ar
dvezzani@gmail.com

Los mapas de riesgo de enfermedades transmitidas por mosquitos buscan caracterizar la heterogeneidad espacial de la probabilidad de transmisión de una enfermedad o infección. Suelen usar información temporal y espacial, y pueden basarse en la asociación de casos a variables del entorno (modelos estadísticos) o en modelos matemáticos que simulan los pasos de la transmisión (modelos mecanísticos). Entre los modelos que estiman el riesgo a escala global o continental incluyendo a la Argentina, hay disponibles mapas sobre dengue, malaria y dirofilariasis. A escala nacional, existen mapas de riesgo de dengue, malaria, dirofilariasis, chikungunya, y encefalitis de *Saint Louis*. Para algunas de estas enfermedades existen también pronósticos ante distintos escenarios de cambio climático.

Introducción

Los mapas de riesgo de transmisión de una enfermedad suelen realizarse al comienzo de todo estudio sanitario y se utilizan para planear acciones de control y evaluar sus efectos, dirigir recursos a las zonas de mayor riesgo y generar hipótesis sobre los mecanismos de transmisión. La evaluación de riesgo en salud es esencialmente una estimación de niveles de exposición a un determinado factor. En el campo de la epidemiología se define al riesgo como la probabilidad de que ocurra un evento expresado en diversas formas, por ejemplo la probabilidad de adquirir una enfermedad por habitante por día en un lugar con determinadas condiciones. Otro modo de expresar el riesgo podría consistir en la probabilidad de detección de un caso en una determinada localidad.

Las enfermedades infecciosas que circulan por la naturaleza como las zoonosis transmitidas por artrópodos, tienen implicados varios seres vivos: un patógeno (ej. virus, protozoo, nematodo), un vector (mosquitos, pulgas, vinchucas, garrapatas) y al menos un hospedador vertebrado (humanos, animales domésticos y silvestres). Esto implica que existen numerosas relaciones ecológicas entre los diferentes organismos y además entre ellos y el ambiente. Si se agregan hospedadores intermediarios, accidentales y otras relaciones, el sistema resulta aún más complejo.

Los mapas de riesgo de enfermedades que involucran artrópodos o reservorios animales son el producto de modelos basados en información espacial y temporal para describir dicha complejidad, incorporando datos epidemiológicos, entomológicos, climáticos y ambientales en variadas proporciones. Suelen basarse en la epidemiología de paisaje para estudiar la relación ecológica de los vectores y reservorios con el ambiente. La epidemiología de paisaje surgió de la teoría de nidos naturales (focos naturales) de enfermedades (Pavlovsky, 1966). Dicha teoría plantea que las zoonosis se mantienen en determinadas condiciones de hábitat (suelo, clima, pendiente, vegetación) dados por los requerimientos de los organismos involucrados en la transmisión (vectores, hospedadores, reservorios) y sus relaciones con el ambiente físico (clima, vegetación, urbanización).

Las aproximaciones para modelar el riesgo siguen dos caminos principales. Uno que busca incorporar la mayor cantidad de elementos al sistema, comprendiendo cada relación en cada paso (modelo mecanístico o biológico), y otro basado en asociar estadísticamente el producto de todos esos factores (ej. ocurrencia de la enfermedad) a variables ambientales (modelo empírico o estadístico). Obviamente hay situaciones que permiten optar entre estas aproximaciones y hasta usar ambas, mientras que otras fuerzan una única posible.

El modelado empírico requiere de una historia de casos. Por ejemplo, cuando se trata de enfer-

medades endémicas o crónicas el estudio del riesgo puede realizarse sobre factores de riesgo asociados a los casos ocurridos. Se pueden identificar los factores de riesgo asociados a la transmisión aunque no se conozcan todos los mecanismos de transmisión (principio de caja negra). Se busca la asociación entre la ocurrencia de casos de la enfermedad y factores ambientales, demográficos o comportamentales pero sin explorar la causalidad. Aunque pueda parecer desventajoso, por no incluir aspectos de la dinámica de transmisión, utilizar los casos explícitamente posee la ventaja de representar situaciones reales donde ocurrió la enfermedad. Es decir, que en esos sitios se dieron todos los factores necesarios para la ocurrencia de la enfermedad (sepamos o no cuales sean). Este tipo de aproximación tiene cierta similitud con el modelado de la distribución de especies, ya que apunta a identificar restricciones ambientales; busca el rango de múltiples variables en el cual ocurre un evento. Similar a un "nicho ecológico" donde puede existir la especie, o en este caso la enfermedad.

Por el contrario, para el caso de enfermedades emergentes, no endémicas o con muy pocos casos, sólo puede estudiarse el riesgo analizando los factores indirectamente. En este caso, la escasez de eventos (sitios con casos de la enfermedad o registros de la especie vector) imposibilitan el análisis estadístico de asociación caso-ambiente. Por ello es necesario utilizar modelos teóricos relacionados a los mecanismos de transmisión, y parámetros previamente medidos sobre la dinámica del proceso. Estos modelos se llaman mecanísticos o biológicos, ya que tratan de simular la mecánica de transmisión de la enfermedad incorporando ecuaciones que relacionan los diferentes seres vivos involucrados en la transmisión y su relación con el ambiente. Claro que para poder realizar un modelo de este tipo, debe existir un conocimiento extensivo sobre la transmisión y sus diferentes eslabones. Un ejemplo clásico de esta aproximación es la ecuación de la capacidad vectorial utilizada en malaria. Esta ha sido extendida a otras enfermedades, y requiere el conocimiento de parámetros como preferencia alimentaria de los mosquitos, tasas de picadura, densidades, etc. Los modelos biológicos pueden usarse también para definir la extensión máxima de la transmisión de una enfermedad, o las tasas máximas en ausencia de factores limitantes (ej. sociales o climáticos).

En el presente capítulo nos proponemos hacer una actualización sobre los mapas de riesgo de enfermedades transmitidas por mosquitos que abarcan a la República Argentina; según nuestro conocimiento actual existe información para dengue, chikungunya, encefalitis de *Saint Louis*, malaria y dirofilariasis. Se entiende por mapa a una representación cartográfica, es decir, un modelo o representación sintética espacial relacionable al sistema de coordenadas de la superficie terrestre, y capaz de informar una probabilidad (aunque fuera relativa) de ocurrencia o de adquisición de una enfermedad para toda la superficie de estudio. Respecto al simple mapeo de casos, aunque en los inicios pueda servir como indicador, y pudiera considerarse parte de una revisión inicial para encarar un estudio mayor, no correspondería calificarlo como mapa de riesgo. En la selección de trabajos, tuvimos en cuenta que no basta un análisis de la disposición espacial de los casos, o estudios de correlación de los casos con variables ambientales. Es necesaria una propuesta espacial, un mapa que proponga diferentes probabilidades en el espacio geográfico. Dejamos de lado los estudios de riesgo temporales, donde se proponen modelos en el tiempo para unos pocos puntos de la superficie. Respecto a los trabajos sobre distribución que hacían una propuesta espacial para la presencia o abundancia relativa de un vector, fueron incluidos si hacían una asociación al riesgo de la enfermedad.

Dengue

Los primeros mapas de riesgo de carácter global que incluyeron a la Argentina fueron de dengue. Jetten y Focks (1997) utilizaron un modelo mecanístico que incluye la ecuación de capacidad vectorial modificada para estimar el número mínimo de hembras necesarias para mantener la transmisión. Esto lo hicieron incorporando la temperatura como efector de la supervivencia del vector, *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti*, de su tamaño, de la longitud del ciclo gonadotrófico y del periodo extrínseco de incubación del virus. Además de proporcionar un mapa global de riesgo, que consiste en el potencial de transmisión (1/mínimo número de hembras necesarias para la transmisión) con las condiciones climáticas de ese momento, también postularon mapas para potenciales aumentos fijos en todo el mundo de 2 y 4 °C por cambio climático. Para validar su modelo, compararon los casos de dengue ocurridos con los esperados en 5 ciudades del mundo. Aunque precarios en su presentación gráfica y en su postulación de escenario de cambio climático, este trabajo fue un hito en el modelado de riesgo. Dada la ocurrencia de la gran epidemia de dengue en Argentina en 2009, es posible comparar los resultados propuestos por

Jetten y Focks (1997) con lo acaecido entonces. El mapa de situación para 1997 mostraba transmisión factible (intensidad 1) solo en el norte del país y no llegaba a un 0,001 de intensidad en el centro (*i.e.* Córdoba), donde ocurrió transmisión autóctona. Los pronósticos para cambio climático (esperados como mínimo para 2100) indicaban que el centro se transformaba en nueva zona de transmisión y el norte aumentaba entre 2 a 5 veces el riesgo. En 2009 la transmisión se produjo en estas zonas y aún más al sur, adelantándose a lo pronosticado para fin del siglo 21.

Patz *et al*. (1998) retomaron el pronóstico utilizando escenarios de cambio climático resultantes de modelos de circulación global, que indicaban un ascenso promedio de 1,16 °C para 2050. Este trabajo mejoró los mapas, aunque el nivel de detalle aun no permitía un análisis local. Una de las principales conclusiones del trabajo fue que los extremos de las zonas de transmisión (ej. las templadas) serían las más afectadas en caso de cambios climáticos mientras que las endémicas saturarían el riesgo, y allí probablemente las variables demográficas serían definitorias del aumento o disminución del riesgo en vez de la temperatura. Es claro que un modelo basado principalmente en la temperatura va a mostrar las mayores diferencias en las zonas proclives a cambios en la temperatura. Estos mapas mostraban un aumento del riesgo del 100 % para la Patagonia, y del 50 % para el resto del país, pero estas comparaciones no tienen utilidad si no se define un umbral de transmisión. Por ejemplo aunque aumentara un 100 % el riesgo en la Patagonia, no habría transmisión. Y por otro lado no se puede interpretar sobre qué implica un aumento del 50 % en el resto del país, si aún no habían ocurrido epidemias.

Los primeros mapas de riesgo de dengue para Argentina fueron publicados por Carbajo *et al*. (2001). Estos autores utilizaron parte del modelo mecanístico de Jetten y Focks (1997) para estimar la cantidad de días de posible transmisión al año. Se generaron mapas estacionales y anuales considerando diferentes expectativas de vida para el mosquito. Además, se generó un mapa de hábitat favorable para el vector *Ae. aegypti*. Estos mapas ya ofrecían un índice relativo de la intensidad y estacionalidad de la transmisión en el país. Se postulaban máximos en el norte durante la mitad del año y posibilidad de transmisión hasta la mitad del territorio en el verano. La epidemia de 2009 se mantuvo dentro de lo estimado por estos mapas.

Hales *et al*. (2002) plantearon un modelo empírico global, utilizando una regresión logística para vincular datos de casos de dengue entre 1975 y 1996 con la presión de vapor (variable dependiente de las precipitaciones y la temperatura) para estimar el riesgo como probabilidad de ocurrencia de casos. También mapearon el riesgo bajo escenarios futuros obtenidos de modelos de circulación global. Estos mapas ya tuvieron una presentación más vistosa, y en el detalle para Argentina se apreciaba un gradiente desde el norte del país hacia el centro del mismo. Podría decirse que es el primer mapa a escala global que presenta información útil a escala local. La estimación concuerda con lo ocurrido en 2009, ya que aunque el riesgo para Argentina va de 0,2 a 0,5 podría adjudicarse a que la transmisión es epidémica y estacional (ej. un riesgo > 0,8 podría corresponder a zonas endémicas). La proyección por cambio climático para 2085 también es coherente, ya que postula transmisión hasta el Río Colorado, y riesgo > 0,5 en el norte del país, donde quizás la transmisión podría sostenerse durante todo el año y transformarse en endémica.

Hopp y Foley (2003) modelaron la abundancia global de *Ae. aegypti* en función de la temperatura, precipitaciones, humedad relativa y radiación solar basados en el modelo de Focks *et al*. (1993a, b) con una resolución mensual y de 100 km de tamaño de celda. Luego, calcularon la correlación entre las abundancias estimadas y los casos anuales de dengue en el periodo 1980-1997, para 32 países que presentaron casos de esa enfermedad. Solo 12 mostraron correlación significativa, principalmente los países con más historia de casos. Los mapas de abundancia del vector para la Argentina que realizaron estos autores, subestimaron la distribución que conocemos actualmente.

Carbajo *et al*. (2004) estimaron la población bajo riesgo de dengue para la Ciudad de Buenos Aires mediante el análisis de tres años de monitoreo de oviposición de *Ae. aegypti*, identificando la zona centro y periférica de la ciudad como las menos y más riesgosas, respectivamente, y una zona entre ellas de riesgo intermedio. Mostraron la progresión de la actividad mensual, que se repetía durante los tres años de modo similar, iniciándose en la periferia de la ciudad y avanzando hacia el centro sin llegar a abarcarlo.

Rogers *et al*. (2006) realizaron modelos de riesgo globales para dengue y fiebre amarilla utilizando una aproximación estadística con la clara intención de mejorar el detalle de los mapas. Mediante análisis discriminante describen los casos de las dos enfermedades entre 1960 y 2005 con variables explicativas climáticas obtenidas por sensores remotos a un detalle de unos 10 km de tamaño de celda. En el caso de este modelo, es posible que el detalle haya resultado excesivo, de modo que no puede apreciarse exactamente donde hay riesgo en

el este de Argentina. Quizás el detalle redundó en que el mapa excluya las zonas rurales, y por eso se observa un anastomosado de riesgo apenas perceptible en los mapas, y la mayoría del país bajo un riesgo mínimo. De todos modos se observan parches de alto riesgo en algunas de las zonas que luego presentaron transmisión en 2009. Los autores trazan una línea que definiría la zona de riesgo, pero incluyen toda la provincia de Buenos Aires, y excluyen zonas donde en 2009 hubo transmisión autóctona, como Catamarca, La Rioja y Córdoba.

Siguiendo la cronología, Rotela *et al*. (2007) generaron un modelo estadístico para el riesgo en Tartagal, provincia de Salta. Mediante árboles de decisión generaron una predicción espacial de incidencia utilizando los casos ocurridos durante la epidemia de 2004 junto a capas de información provenientes de sensores remotos. Aunque involucró una sola localidad y un sólo evento de transmisión, es un trabajo pionero en el país. Posteriormente, Porcasi *et al.* (2012) construyeron un sistema muy completo, utilizando toda la información disponible hasta el momento. El sistema es actualizable, y puede estimar el riesgo de dengue para las ciudades del país (estimando la duración del periodo extrínseco de incubación [PEI]), modelar la distribución del mosquito vector a escala nacional (utilizando el software Maxent o regresiones logísticas), y también estimar el riesgo dentro de cada ciudad, quizás el eslabón más débil ya que se basa en los resultados previos de una sola ciudad o en interpolar presencia del vector sin análisis *ad hoc*. El sistema posee una potencialidad indudable y, al ser actualizable, permite corregir detalles y salvar el problema ubicuo de los modelos de riesgo, de carecer de validación externa. Carbajo *et al*. (2012) se enfocaron en el modelado espacial del riesgo (modelo empírico con los casos de la epidemia de 2009) y una comparación del riesgo teórico de las décadas de los 90 y del 2000 (mecanístico con el PEI en función de la temperatura). Con el objetivo de dilucidar el real efecto de la temperatura, concluyen que esta variable podría determinar el riesgo relativo en el tiempo, mientras que la distribución espacial del mismo estaría también relacionada con variables demográficas (población, cambio poblacional) y geográficas (cercanía a cursos de agua, distancia a zonas endémicas).

Bhatt *et al.* (2013) generaron un nuevo mapa sobre el consenso de ocurrencia global de dengue. Luego, presentan un modelo mecanístico de aptitud térmica para la transmisión con un tamaño de celda de 1 km^2 basado en los efectos de la temperatura sobre el PEI y la supervivencia de *Ae. aegpti*, basado en Focks *et al*. (1993a, b). Con un conjunto de mapas globales de variables explicativas, utilizan un árbol de regresión impulsado (*boosted regression tree*) en un modelo estadístico y encuentran que los casos son mejor explicados por las precipitaciones máximas, la aptitud térmica y la urbanización. El mapa provee un buen detalle, pero la validación interna no es particularmente buena. El riesgo en Argentina es ubicado al norte del paralelo de 30° lat. sur y en el centro de la Provincia de Córdoba, subestimando zonas que presentaron transmisión, como el sur de Santa Fe y conurbano bonaerense.

Rogers *et al*. (2014) realizaron un mapa de riesgo global de dengue con el fin de predecir el riesgo para Europa. Para ello, modelaron la distribución de *Ae. aegypti* y *Aedes albopictus* y recopilaron todos los casos de dengue. La validación interna muestra buenos resultados, y entre las variables clave encuentran temperaturas del día, de la noche, densidad de población, y algunas variables relacionadas con las precipitaciones. La comparación de sus mapas con los de Hales *et al*. (2002) y Bhatt *et al*. (2013) mostró un ajuste moderado. El resultado en Argentina es bueno, en el sentido de identificar los núcleos urbanos más riesgosos (y donde hubo casos en 2009) pero pobre en cuanto a gradiente general de riesgo en la zona norte del país, de igual modo que su trabajo de 2006. También, Brady *et al.* (2014) realizaron un modelo mecanístico basado fuertemente en la temperatura y sus efectos sobre la longevidad de los vectores (*Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*), la longitud del PEI y del ciclo gonadotrófico. Estos autores proponen mapas de aptitud para la ovipostura, de frecuencia anual de posible transmisión de dengue y de probabilidad de que se propague la enfermedad ante la llegada de un sujeto virémico. Los mapas anuales para Argentina muestran aptitudes o probabilidades muy bajas (cercanas a 0 en algunos casos) en sectores de conocida oviposición y transmisión. Sin embargo, los mapas diarios muestran resultados mucho más coherentes con la situación del país.

Encefalitis de *Saint Louis*

Según nuestro conocimiento, no existen mapas de alcance continental para el riesgo de transmisión de ESL (virus encefalitis de *St. Louis*) que incluyan a la Argentina, así como tampoco un mapa de alcance nacional como los descriptos para dengue y malaria. La inclusión de mapas de riesgo en los estudios referentes a esta enfermedad en el país es reciente. Rotela *et al*. (2011) realizaron un mapa para

la ciudad de Córdoba donde vincularon la ubicación de 35 casos de la epidemia de 2005 a variables ambientales derivadas de una imagen satelital mediante un modelo estadístico de árbol de decisión. Encontraron una asociación inversa con la distancia a vegetación vigorosa, y estimaron el riesgo para toda la superficie de la ciudad. Vergara Cid *et al*. (2013) utilizaron un monitoreo serológico de toda la Ciudad de Córdoba, con 21 casos positivos y 120 negativos como variable respuesta. Realizaron regresiones logísticas para modelar el riesgo de infección mediante variables ambientales de sensores remotos y múltiples distancias a elementos de riesgo en la ciudad. Obtuvieron un modelo marginalmente significativo cuyas variables son distancia a zonas vegetadas y residenciales de baja densidad. Si bien los resultados de ambos mapas no fueron comparados, se observan coincidencias en algunas zonas de la ciudad.

Chikungunya

Johansson *et al*. (2014) modelaron la expansión de los casos del brote de chikungunya ocurrido en el Caribe entre diciembre de 2013 y abril de 2014. Utilizaron modelos de ramificación con partes mecanísticas e involucrando datos climáticos y de movimiento de personas obtenidos del tráfico aéreo para modelar la expansión de casos importados y ocurrencia de casos autóctonos en las ciudades del mundo. Los resultados fueron satisfactorios principalmente para los primeros meses de transmisión. Recientemente, Carbajo y Vezzani (2015) realizaron la primera estimación de riesgo para Argentina, basada en las temperaturas limitantes observadas para la transmisión de chikungunya en el mundo. Consideraron únicamente la potencial transmisión por *Ae. aegypti* (*Ae. albopictus* fue omitido por su limitada distribución) y, además de estimar el riesgo, actualizaron la distribución nacional del vector para cada mes del año. En los mapas el riesgo muestra un patrón similar al de dengue pero con mayor intensidad. Si bien es un trabajo precario debido a la escasez de información, el hecho de ser una enfermedad que demuestra expandirse más rápido que el dengue, justifica la elaboración de los mapas.

Malaria

Aunque los estudios sobre malaria son muy abundantes en otras regiones, en Argentina existen escasos trabajos. Al final de la década del 70, Dutta y Dutt (1978) realizaron un estudio sobre la ecología de la malaria que expone mapas globales de su distribución potencial y estacional. Aunque podría dudarse si es un mapa de riesgo, al comparar los mapas con la distribución de la malaria en la Argentina (Curto *et al*., 2003), no quedan dudas de la calidad y claridad del trabajo de estos autores. Martens *et al.* (1997), en un trabajo similar al mencionado para dengue, pero usando los mismos escenarios que Patz *et al*. (1998) generaron una predicción frente a cambio climático global sobre malaria, dengue y schistosomiasis utilizando modelos mecanísticos basados en temperatura y precipitaciones. Los mapas son muy poco detallados, ofreciendo un panorama general. Kiszewski *et al*. (2004) realizaron un modelo mecanístico derivado de la ecuación de capacidad vectorial, considerando supervivencia del vector, PEI, duración de la estación de transmisión y preferencia de picadura sobre humanos para los distintos vectores de malaria según la zona geográfica. Obtienen un mapa de riesgo, llamado de estabilidad de la transmisión que incluye al norte de Argentina dentro del área con riesgo. Guerra *et al*. (2006) mapearon la distribución de casos de malaria y fueron limitando sucesivamente los rangos de distintas variables en los que estos ocurrieron, semejando un modelo estadístico utilizando variables climáticas, demográficas y altitud. Propusieron un mapa de posibilidad/imposibilidad de transmisión con un detalle muy adecuado dentro de cada país. En Argentina, muestra solo la zona extrema norte de transmisión en el norte de Salta y Misiones, pero agrega Corrientes, en la cual no hay transmisión de malaria.

En 2009, Carbajo (2015) modeló el riesgo de malaria y su proyección frente a escenarios de cambio climático hasta 2100. El trabajo se realizó con el fin de estimar los costos en salud pública frente a cambio climático para la CEPAL (Comisión Económica para América Latina y el Caribe). Se utilizó una mezcla de modelo estadístico y mecanístico. El modelo mecanístico, basado en Kiszewski *et al*. (2004), fue calibrado con los casos históricos de paludismo y la distribución de las tres especies de *Anopheles* conocidas como vectores (Curto y Carbajo, 2007). Los resultados fueron que, aunque la intensidad de transmisión aumentara, el área de

riesgo no presentaría un cambio substancial a futuro, manteniéndose en la zona del NEA y NOA donde se transmitió la enfermedad entre 1970 y 2000. Guerra *et al*. (2010) realizaron nuevamente una limitación sucesiva ambiental sobre la superficie para delimitar las zonas de transmisión pero en esta ocasión solo para *Plasmodium vivax* (Grassi y Feletti) (los trabajos en general consideran también *Plasmodium falciparum* Welch). Los resultados fueron similares a los obtenidos en 2006, pero sin incluir la provincia de Corrientes.

Finalmente, Gething *et al*. (2011) se adjudicaron haber realizado el primer modelo mecanístico de malaria global detallado (espacial y en cuanto a temperatura diaria y estacional); sin embargo, podría discutirse que tal mérito lo tuvieron Kiszewski *et al*. (2004). Los mapas muestran detalle sobre Argentina, que se corresponde satisfactoriamente con la distribución histórica de casos y en menor medida con la del periodo 1970-2000. Ese trabajo menciona numerosos mapeos de riesgo, en donde no se propone a la Argentina como zona de riego, en general por no considerar a *P. vivax*, sino solamente a *P. falciparum*. Caminade *et al*. (2014) comparan cinco modelos globales de malaria bajo distintos escenarios de cambio. El problema es que utilizan información base del año 1900 y una segunda más actual que excluye a *P. vivax*. Tres de los modelos propuestos muestran las zonas actuales de transmisión, mientras que el resto sobreestiman la zona de riesgo hasta las provincias de Buenos Aires y Chubut, respectivamente. Los mapas de riesgo a futuro proponen estabilidad de la transmisión hasta diferentes latitudes según el escenario, llegando algunos de ellos hasta la provincia de Buenos Aires.

Filariasis

Entre las filarias trasmitidas por mosquitos, solo *Dirofilaria immitis* (Leidy) ha sido registrada en Argentina, infectando tanto perros (su hospedador principal) como félidos y cánidos salvajes (hospedadores secundarios) y humanos (hospedador accidental). La dirofilariasis, producida por este parásito de gran importancia veterinaria, tiene una distribución cosmopolita. Sin embargo, no existen mapas de riesgo de alcance global, y en la literatura hay evidencia de que la prevalencia en el hombre acompaña a la prevalencia en el perro pero con valores muy inferiores. Los primeros modelos que evaluaron el riesgo de transmisión de *Dirofilaria* Railliet y Henry se basan en un límite de temperatura por debajo del cual el desarrollo de la filaria en el mosquito se detiene (14 °C; Fortin y Slocombe, 1981) y una cantidad de calor acumulado, o grados/día, necesario para que la filaria complete su desarrollo. Esta cantidad de calor, expresada como HDU (por sus siglas en inglés *Heartworm Development Units*) fue estimada en 130 (Slocombe *et al*., 1989). El mapa de riesgo desarrollado por Slocombe *et al*. (1989) para Canadá utilizando dichos parámetros y asumiendo una supervivencia máxima de 30 días para el mosquito vector es considerado como el primero en el mundo. Luego, Lok y Knight (1998) re-evalúan dicho modelo para Estados Unidos, y siguiendo el mismo concepto Genchi *et al*. (2005) presentan el primer mapa de riesgo para toda Europa. Varios autores realizaron posteriormente mapas a escala país o aún más local en Europa; por ejemplo Medlock *et al*. (2007) en Reino Unido y Simón *et al*. (2014) en España.

El primer mapa de riesgo desarrollado para Argentina incluyó, además del límite de 14 °C y 130 HDU, la distribución de los potenciales vectores para ponderar el riesgo (Vezzani y Carbajo, 2006). Básicamente, un tercio de Argentina tiene las condiciones apropiadas para la transmisión de *D. immitis*, siendo la región noreste la de mayor riesgo. Además, la transmisión es marcadamente estacional con el pico en verano, y ninguna región es apta para sostener la transmisión durante todo el año. Para la validación de los mapas obtenidos se utilizaron los valores de prevalencia canina disponibles de todo el país. Luego, Cuervo *et al*. (2013) confeccionaron mapas de riesgo de escala regional incluyendo Chile, Argentina y Uruguay, arribando a resultados similares, y prediciendo además la posibilidad de transmisión en todo Uruguay y el norte de Chile. Más recientemente, los mismos autores comparan los efectos de estimar el riesgo con datos de temperatura diaria o mensual, sin encontrar diferencias significativas. Por consiguiente utilizan el cálculo mensual para realizar un mapa para toda Sudamérica (Cuervo *et al*., 2015). Los mapas obtenidos para Argentina y los países lindantes muestran el mismo patrón marcadamente estacional. Finalmente, el único mapa de riesgo de transmisión de *Dirofilaria* en Argentina a una escala de mayor detalle, corresponde a la región metropolitana y sus alrededores (Vezzani *et al*., 2011). El resultado es un mapa sumamente fragmentado, que incluye como variables explicativas a la cobertura del suelo y la densidad poblacional. El modelo predice el máximo riesgo para valores intermedios de urbanización.

Comentarios finales

En la cronología de los modelos de riesgo en Argentina se observa un continuo avance, en parte por la mayor disponibilidad de información, en parte por el desarrollo de herramientas como los sistemas de información geográfica y los datos provenientes de teledetección. Sin embargo, la mayor limitante para el desarrollo de mapas de riesgo en nuestro país es posiblemente la baja disponibilidad de casos y de ocurrencia de epidemias. Suelen usarse modelos estadísticos que dependen de la ubicación de casos de la enfermedad. Estos modelos presuponen que esa ubicación responde al ambiente de modo constante, es decir que tiene un alto componente determinístico y poco estocástico, lo cual es muy cuestionable para enfermedades epidémicas. La escasa historia de casos hace difícil tener réplicas en extensión geográfica o en el tiempo para determinadas zonas, impidiendo la validación de los modelos desarrollados. Es decir, el mayor valor predictivo de un modelo es que prediga bien un conjunto de datos que no haya sido incluido en el desarrollo del mismo. Respecto a los modelos globales, también sorprende que las validaciones externas hayan tenido lugar solo en los primeros trabajos en la década de los 90 del siglo pasado. Se observa una preferencia a utilizar los trabajos locales como punto de partida del modelado global, y no como conjuntos de datos para su validación.

Bibliografía

1. Bhatt S, Gething PW, Brady OJ, Messina JP, Farlow AW, Moyes CL, Drake JM, Brownstein JS, Hoen AG, Sankoh O, Myers MF, George DB, Jaenisch T, Wint GR, Simmons CP, Scott TW, Farrar JJ, Hay SI. 2013. The global distribution and burden of dengue. Nature. 496: 504-507.
2. Brady OJ, Golding N, Pigott DM, Kraemer MUG, Messina JP, Reiner RC, Scott TW, Smith DL, Gething PW, Hay SI. 2014. Global temperature constraints on *Aedes aegypti* and *Ae. albopictus* persistence and competence for dengue virus transmission. Parasit Vectors. 7: 338.
3. Caminade C, Kovats S, Rocklov J, Tompkins AM, Morse AP, Colón-González FJ, Stenlund H, Martens P, Lloyd SJ. 2014. Impact of climate change on global malaria distribution. Proc Natl Acad Sci U S A. 111: 3286-3291.
4. Carbajo AE. 2015. Evaluación de los impactos del cambio climático en la Argentina. Serie Medio Ambiente y Desarrollo Nro 159. Naciones Unidas, CEPAL, Santiago de Chile.
5. Carbajo AE, Schweigmann N, Curto SI, de Garin A, Bejaran R. 2001. Dengue transmission risk maps of Argentina. Trop Med Int Health. 6: 170-183.
6. Carbajo AE, Gomez S, Curto S, Schweigmann N. 2004. Variación espacio-temporal del riesgo de transmisión de dengue en la Ciudad de Buenos Aires. Medicina (Bs As). 64: 231-234.
7. Carbajo AE, Cardo MV, Vezzani D. 2012. Is temperature the main cause of dengue rise in non-endemic countries? The case of Argentina. Int J Health Geogr. 11: 26.
8. Carbajo AE, Vezzani D. 2015. Waiting for Chikungunya fever in Argentina: Spatio-temporal risk maps. Mem Inst Oswaldo Cruz. 110: 259-262.
9. Cuervo PF, Fantozzi MC, Di Cataldo S, Cringoli G, Mera y Sierra R, Rinaldi L. 2013. Analysis of climate and extrinsic incubation of *Dirofilaria immitis* in southern South America. Geospat Health. 8: 175-181.
10. Cuervo PF, Rinaldi L, Cringoli G. 2015. Modeling the extrinsic incubation of *Dirofilaria immitis* in South America based on monthly and continuous climatic data. Vet Parasitol. 209: 70-75.
11. Curto SI, Carbajo AE, Boffi R. 2003. Aplicación de sistemas de información geográfica en epidemiología. Caso de estudio: Malaria en la Argentina (1902–2000). Contribuciones Científicas GÆA, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos 2003, Buenos Aires, 239-248.
12. Curto SI, Carbajo AE. 2007. Potential effects of the global climate change on some vector and rodent born diseases. Examples for Argentina. En: da Silva Dias PL, Costa Ribeiro W, Hidalgo Nunes L, eds. A Contribution to Understanding the Regional Impacts of Global Change in South America, Institute of Advanced Studies, Universidade de Sao Paulo.
13. Dutta HM, Dutt AK. 1978. Malarial ecology: A global perspective. Soc Sci Med D. 12: 69-84.
14. Focks DA, Haile DG, Daniels E, Mount GA. 1993a. Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (Diptera:Culicidae): Analysis of the literature and model development. J Med Entomol. 30: 1003-1017.
15. Focks DA, Haile DG, Daniels E, Mount GA. 1993b. Dynamic life table model for *Aedes aegypti* (Diptera:Culicidae): Simulation results and validation. J Med Entomol. 30: 1018-1028.
16. Fortin MJ, Slocombe JOD. 1981. Temperature requirements for the development of *Dirofilaria immitis* in *Aedes triseriatus* and *Ae. vexans*. Mosq News. 41: 625-633.
17. Genchi C, Rinaldi L, Cascone C, Mortarino M, Cringoli G. 2005. Is heartworm disease really spreading in Europe? Vet Parasitol. 133: 137-148.
18. Gething PW, Van Boeckel TP, Smith DL, Guerra CA, Patil AP, Snow RW y Hay SI. 2011. Modelling the global constraints of temperature on transmission of *Plasmodium falciparum* and *P. vivax*. Parasit Vectors. 4: 92.
19. Guerra CA, Snow RW, Hay SI. 2006. Defining the global spatial limits of malaria transmission in 2005. Adv Parasitol. 62: 157-196.
20. Guerra CA, Howes RE, Patil AP, Gething PW, Van Boeckel TP, Temperley WH, Kabaria CW, Tatem AJ, Manh BH, Elyazar IR, Baird JK, Snow RW, Hay SI. 2010. The international limits and population at risk of *Plasmodium vivax* transmission in 2009. Plos Negl Trop Dis. 4: e774.
21. Hales S, de Wet N, Maindonald J, Woodward A. 2002. Potential effect of population and climate changes on global distribution of dengue fever: an empirical model. Lancet. 360: 830-834.
22. Jetten TH, Focks DA. 1997. Potential changes in the distribution of dengue transmission under climate warming. Am J Trop Med Hyg. 57: 285-297.
23. Johansson MA, Powers AM, Pesik N, Cohen NJ, Staples JE. 2014. Nowcasting the spread of chikungunya virus in the Americas. Plos One. 9:e104915.
24. Kiszewski A, Mellinger A, Spielman A, Melaney P, Sachs SE, Sachs J. 2004. A global index representing the stability of malaria transmission. Am J Trop Med Hyg. 70: 486-498.
25. Lok JB, Knight D. 1998. Laboratory verification of a seasonal heartworm transmission model. En: Seward RL ed. Proceedings of the Heartworm Advances in Heartworm Disease: Symposium'98, Florida: American Heartworm Society, Illinois. pp. 15-20.
26. Martens W, Jetten T, Focks D. 1997. Sensitivity of malaria, schistosomiasis and dengue to global warming. Clim Change. 35: 145-156.
27. Medlock JM, Barrass I, Kerrod E, Taylor MA, Leach S. 2007. Analysis of climatic predictions for extrinsic incubation of *Dirofilaria* in the United Kingdom. Vector Borne Zoon Dis. 7: 4-14.
28. Patz J, Martens W, Focks D, Jetten T. 1998. Dengue fever epidemic potential as projected by general circulation models of global climate change. Environ Health Perspec. 106: 147-153.
29. Pavlovsky E. 1966. Natural focalization of transmissive infections in connection with landscape epidemiology of zooanthroponoses. Leningrad: Academic Press.
30. Porcasi X, Rotela CH, Introini MV, Frutos N, Lanfri S, Peralta G, De Elia EA, Lanfri MA, Scavuzzo CM. 2012. An operative dengue risk stratification system in Argentina based on geospatial technology. Geospat Health. 6: 31-42.
31. Rogers DJ, Wilson AJ, Hay SI, Graham AJ. 2006. The global distribution

of yellow fever and dengue. Adv Parasitol. 62: 181-220.
32. Rogers DJ, Suk JE, Semenza JC. 2014. Using global maps to predict the risk of dengue in Europe. Acta Trop. 129: 1-14.
33. Rotela C, Fouque F, Lamfri M, Sabatier P, Introini V, Zaidenberg M, Scavuzzo C. 2007. Space-time analysis of the dengue spreading dynamics in the 2004 Tartagal outbreak, Northern Argentina. Acta Trop. 103: 1-13.
34. Rotela C, Spinsanti LI, Lamfri MA, Contigiani MS, Almirón WR, Scavuzzo CM. 2011. Mapping environmental susceptibility to *Saint Louis* encephalitis virus, based on a decision tree model of remotely sensed data. Geospatial Health. 6: 85-94.
35. Simón L, Afonin A, López-Díez LI, González-Miguel J, Morchón R, Carretón E, Montoya-Alonso JA, Kartashev V, Simón F. 2014. Geo-environmental model for the prediction of potential transmission risk of *Dirofilaria* in an area with dry climate and extensive irrigated crops. The case of Spain. Vet Parasitol. 200: 257-264.
36. Slocombe JOD, Surgeoner GA, Srivastava B. 1989. Determination of the heartworm transmission period and its use in diagnosis and control. En: Otto GF ed. Proceedings of the Heartworm Symposium'89. Washington: American Heartworm Society. pp. 19-26.
37. Vergara Cid C, Estallo EL, Almirón WR, Contigiania MS, Spinsanti LI. 2013. Landscape determinants of *Saint Louis* encephalitis human infections in Córdoba city, Argentina during 2010. Acta Trop. 125: 303-308.
38. Vezzani D, Carbajo AE, Fontanarrosa MF, Scodellaro CF, Basabe J, Cangiano G, Eiras DF. 2011. Epidemiology of canine heartworm in its southern distribution limit in South America: Risk factors, inter-annual trend and spatial patterns. Vet Parasitol. 176: 240-249.
39. Vezzani D, Carbajo AE. 2006. Spatial and temporal transmission risk of *Dirofilaria immitis* in Argentina. Int J Parasitol. 26: 1463-1472.

Modelos matemáticos sobre mosquitos y de las enfermedades transmitidas por ellos

Hernán G. **Solari**[1]
Sylvia **Fischer**[2]

[1]Departamento de Física, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires e Instituto de Física de Buenos Aires - CONICET, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
[2]Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

hgsolari@gmail.com
sylvia@ege.fcen.uba.ar

"El entendimiento es la facultad de pensar el objeto de la intuición sensible. El entendimiento no puede sentir y los sentidos no pueden pensar, sólo cuando se unen pueden producir el conocimiento"
Immanuel Kant (Kant, 2003)

La utilización de modelos matemáticos en investigaciones epidemiológicas de enfermedades transmitidas por mosquitos, como la malaria, tiene más de cien años de historia. Estos modelos forman parte de un capítulo de la matemática aplicada conocido como "epidemiología matemática". Recién en los últimos treinta años se comenzaron a realizar modelos del ciclo de vida de algunos mosquitos y, al integrarlos a modelos epidemiológicos, conformar modelos eco-epidemiológicos. Sin embargo, en estos avances la descripción de los mosquitos, sus poblaciones y el ambiente en términos matemáticos no estuvo integrada al desarrollo del conocimiento de estos insectos, sino que se planteaba como una explotación (un epítome) del conocimiento producido por los métodos de observación y experimentación históricos de la biología. Recién en los últimos diez años se ha comenzado a integrar los modelos en el proceso de producción del conocimiento. Este proceso de integración requiere de un cambio en la forma de conocer, es decir, una epistemología distinta de la habitual, la epistemología de los sistemas complejos.

En este capítulo abordamos esta nueva propuesta que en lo fundamental se ha desarrollado en nuestro país. Discutimos primero el cambio epistemológico y clasificamos a los modelos existentes desde ésta y otras perspectivas, para luego pasar revista a las contribuciones de investigadores radicados en Argentina tanto a la epidemiología matemática de enfermedades transmitidas por mosquitos como a la eco-epidemiología y el enfoque de sistemas complejos. Abordamos también la visión muy difundida de considerar a los modelos matemáticos como herramientas para realizar predicciones señalando tanto las posibilidades como los peligros de este posicionamiento. Finalmente indicamos algunas direcciones futuras de investigación.

Los modelos matemáticos: ¿qué son y para qué sirven?

Si pretendemos explicar el lugar que ocupan los modelos en la ciencia tendremos que tener previamente un conocimiento claro de cómo funciona la ciencia. Por conocimiento claro, se quiere decir una toma de consciencia más allá de los hábitos que nos son suficientes para la práctica de las disciplinas (nótese la doble connotación de disciplina: arte, facultad o ciencia y observancia de las leyes o instituto). Puesto que se encuentra muy difundido en nuestras instituciones, comenzaremos con la crítica del empirismo extremo para luego discutir la propuesta kantiana y como la entendemos. En el empirismo extremo no hay modelos matemáticos.

Crítica del empirismo extremo

El empirismo extremo imagina un conocer sin teorías, ni modelos, ni sujetos, un conocimiento puramente objetivo. Podríamos llamarlo empirismo vulgar, toda vez que siendo el conocimiento una relación entre el sujeto, es decir las representaciones internas y propias de las personas, y el objeto, en definitiva las señales que provienen del mundo sensible y nos llegan por los sentidos, no cabe pensar un conocimiento sin sus dos elementos en relación: sujeto y objeto.

Bajo el nombre de método científico (Fig. 1) se nos presenta un modelo de construcción de conocimiento progresivo y carente de crítica (análisis de los fundamentos), que toma la forma de un ciclo que a su vez sugiere un motor en el que se suceden: formulación de una pregunta, investigación de los antecedentes, construcción de una “hipótesis”, puesta a prueba experimental de la “hipótesis”, análisis de resultado, conclusión y publicación. Si se pone a prueba una hipótesis o una tesis es materia de discusión.

Este esquema no da cuenta de la forma en que se construye la conjetura, es decir, de cómo se conciben los experimentos, ni de las consecuencias del fracaso de los mismos, ni de la construcción del conocimiento, tampoco provee otra forma de generalizar (extrapolar/interpolar) lo observado que la analogía. El conocimiento así obtenido es mera experiencia e intuición.

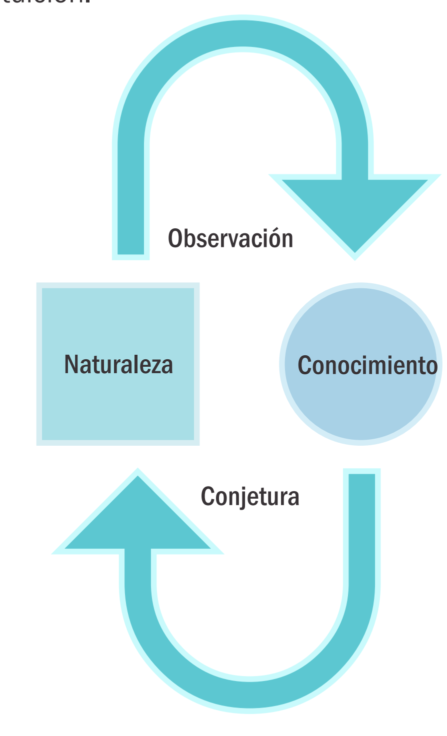


Figura 1: Esquema del “Método Científico”.

Razón Kantiana y epistemología genética

Mientras los experimentos están ligados a la “abstracción empírica” tenemos también la “abstracción reflexiva”, en este segundo elemento se asientan los modelos. Piaget y García (1989) nos explican como la ciencia parece seguir los mismos pasos que la construcción del conocimiento en el niño, un proceso caracterizado por sucesivas reestructuraciones del mismo (acción que denominan "rebasamiento"), cada una de las cuales abarca más y por tanto es más abstracta. La nueva conceptualización no reemplaza a la vieja sino que en ella se da cuenta de la anterior como una forma particular de la nueva forma de entender. De tal manera, la vieja conceptualización se ve ahora como un reflejo de la nueva y probablemente por esta razón, Piaget y García llaman a este proceso "reflejamiento". En la palabra de los citados autores “una reflexión que reconstruye y reorganiza, ampliándolo, lo que fue transferido por reflejamiento. En primer lugar el reflejamiento constituye una puesta en correspondencia, y el mecanismo así puesto en marcha conduce, en el nivel superior, a nuevas correspondencias” (Piaget y García, 1989).

El saber que nos asegura la experiencia está conformado por dos fases, en la primera recibimos noticias del mundo sensible, por ejemplo realizando mediciones, en la segunda despojamos a la observación de sus circunstancias de tiempo, lugar y otras que intuitivamente consideramos particularidades de los casos observados extendiendo las relaciones observadas a otras situaciones por analogía. Pero el conocimiento es más que eso, este es entendimiento, inteligencia, razón natural. Definición que está en un todo de acuerdo con la exposición de Kant dada en el siglo XVIII (Kant, 2003). Es esta interacción de la razón del sujeto con lo sensible proveniente de la naturaleza lo que crea el conocimiento. Piaget y García (1989) nos enseñan que este proceso se realiza en sucesivas reestructuraciones, cada una de las cuales eleva el nivel de abstracción subsumiendo la comprensión previa como un caso particular del nuevo nivel de comprensión. Cada nivel de conocimiento (Fig. 2) implica una traducción de lo observable en un lenguaje que puede ser el común, el simbólico de la matemática o algún otro. Lo observado es entonces representado por símbolos, “mosquito” es la representación en el lenguaje común del organismo observado. Pero a los fines de operar y razonar con esta representación atribuimos a “mos-

quito" solo algunos de sus caracteres elegidos según la relevancia que creemos que tienen para respondernos la pregunta que nos formulamos. Este es uno de los fundamentos de la doble dependencia del modelo con el sujeto y el objeto.

Pero las preguntas a su vez implican una conceptualización y/o modelización previa. ¿Cuánto tarda un mosquito de la especie *Aedes aegypti* en desarrollarse desde el huevo hasta ser adulto? es una pregunta que se suele escuchar. La pregunta presupone que este tiempo es un atributo de la especie, en este caso sabemos que el modelo subyacente es incorrecto, el tiempo de desarrollo depende al menos de la temperatura y la abundancia de alimento (Rueda *et al.*, 1990; Romeo Aznar *et al.*, 2015). La pregunta: ¿a partir de qué temperatura se puede desarrollar *Ae. aegypti*? también presupone un modelo en el cual hay un umbral de temperatura para el desarrollo y que éste depende de la especie. Desde esta perspectiva, la variedad de temperaturas (8,3 ºC a 13,3 ºC) que se han atribuido a ese umbral (Bar-Zeev, 1958; Ofuji *et al.*, 1963; Tun-Lin *et al.*, 2000; Carrington *et al.*, 2013) nos hablan nuevamente de experimentos planteados a partir de premisas y/o conceptualizaciones falsas. Las preguntas que nos planteamos y los experimentos que diseñamos dependen de nuestras conceptualizaciones previas, de nuestros juicios previos debidamente fundados, y de infundados prejuicios que, al demostrarse equivocados, producen un flujo de la falsedad que lleva la negación hasta la fuente de esos prejuicios a condición de que el modelo sea rígido en términos lógicos, tal como lo es la matemática. Esta estructura de conceptualización, presente ya en Newton, está ilustrada en la Fig. 3. Cada unidad de entendimiento como la ilustrada en la Fig. 2 se convierte a su vez en un objeto del siguiente nivel de organización.

El lenguaje común no es enteramente apto para la ciencia. El razonamiento con palabras nos lleva de inmediato a las cadenas causales y no puede dar cuenta del balance entre causas opuestas más que recurriendo a situaciones extremas y cayendo así en dicotomías. Si nos preguntamos ¿qué es lo que limita la abundancia de mosquitos de una determinada especie? es posible que escuchemos la sugerencia de que el factor limitante es la temperatura. Pero si bien es cierto que una temperatura desfavorable puede impedir el establecimiento de una especie de mosquitos determinada, también es cierto que la temperatura actúa por igual sobre cada individuo. Traduzcamos esto al lenguaje matemático: Sea *i* el número de descendientes de un individuo dado existentes precisamente un año más tarde del nacimiento del primer individuo, denominamos p_i a la probabilidad de tener *i* descendientes presentes al año (para evitar contar más de una vez a un individuo podemos seguir solamente la línea materna o paterna en individuos de reproducción sexual). El valor medio de descendientes al año es $\sum_{i=0}^{\infty} (ip_i) = \mu$, no es difícil de demostrar que siendo todos los individuos equivalentes, la población se extingue si cada individuo tiene en promedio menos de un descendiente, y crece (en promedio) indefinidamente en el caso contrario. A esto se lo denomina modelo de *Reed-Frost* (Andersson y Britton, 2000) y también es conocido como modelo de crecimiento poblacional sin densodependencia. La temperatura actúa sobre cada individuo de igual forma, de tal manera que puede lograr que $\mu<1$ y por tanto la extinción. Pero si $\mu>1$ el modelo lineal no puede poner límite a la población. Si preguntamos a nuestro supuesto interlocutor ¿cómo controlar una enfermedad transmitida por mosquitos, tal como el dengue? Es posible que nos conteste que debemos eliminar cuanto sitio de cría nos resultare posible. Hay en esto algo así como una contradicción como consecuencia del pensamiento dicotómico y la invocación de unas causas con olvido de otras según fuere la pregunta. Los modelos matemáticos no eligen una causa sino que permiten a todas ellas actuar al mismo tiempo, siendo el resultado el balance de las mismas. Así, los modelos matemáticos nos llevarán inmediatamente a pensar que la disponibilidad de sitios de cría es el factor limitante de las poblaciones y probablemente nos lleven a indagar si el límite real no es más que la disponibilidad de alimentos en el ambiente al que puede acceder el mosquito para su desarrollo, estos alimentos pueden ser muy abundantes pero siempre son finitos mientras en el modelo lineal la población crece sin límites hacia infinito, es decir, con solo esperar toma valores mayores que cualquier número preestablecido. En conclusión: la temperatura no puede limitar las poblaciones excepto cuando determina su extinción.

El ejemplo dado ilustra cómo, ya desde su formulación, los modelos matemáticos nos llevan a pensar y articular las cuestiones biológicas de las que tenemos información de manera diferente a lo que lo haríamos sin ellos. Esto devela el misterio: **los modelos matemáticos sirven para articular y construir el conocimiento a partir de aquella información recabada en las observaciones de campo y de laboratorio (experimentos). Los modelos matemáticos sirven para pensar.**

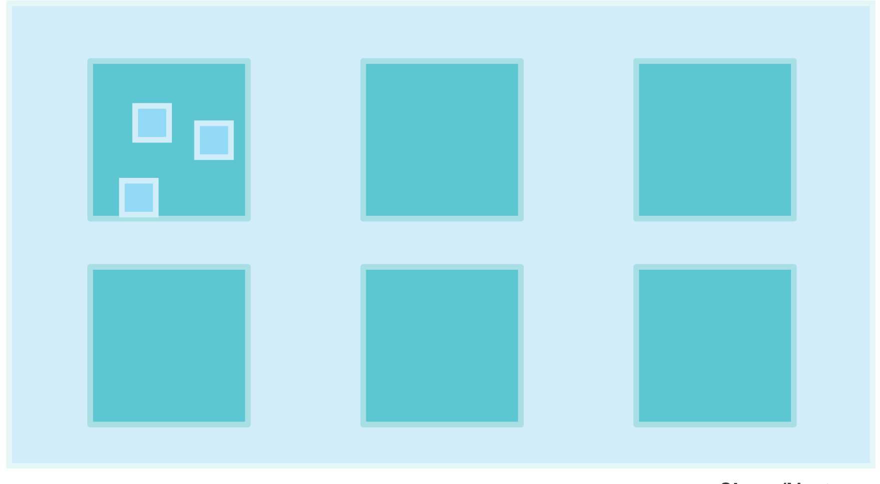




Figura 2: Estructura del conocimiento con niveles de integración/universalización sucesivos. Cada nivel implica una pérdida de precisión mayor pero a su vez condiciona a los niveles inferiores. Por ejemplo, lo que es cierto para la especie debe ser cierto para los individuos. La estructura depende de lo que se desea conocer, en términos de problemas epidemiológicos la estructura sería (individuos, especie, vectores) puesto que poco importa si son insectos o ácaros, sino el rol que juegan en la transmisión de enfermedades.

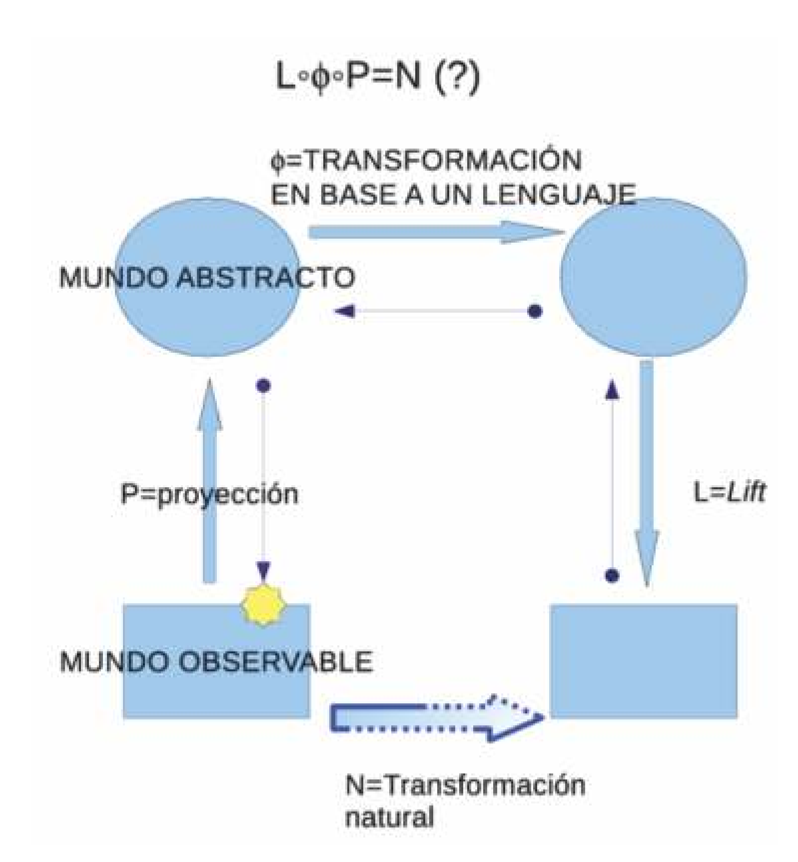


Figura 3: Esquema de la construcción del conocimiento a partir de la conceptualización previa. Llamamos *P* a la proyección o recorte de lo observado que lo lleva a su forma abstracta y *L* a su inversa que interpreta lo abstracto restituyendo los atributos eliminados por *P*. La elaboración abstracta la denominamos φ y en términos de un modelo matemático representa la producción de conclusiones a partir del modelo. La transformación *N* es una conjetura, no es accesible por método alguno y es lo que llamamos "ley de la naturaleza" (idea introducida por René Descartes). En el esquema se observa el flujo del pensamiento deductivo (líneas sólidas azules) que sugiere (predice) resultados de nuevas observaciones, como también el flujo de la falsedad (líneas finas en azul) que llevan la comprobación de lo falso hasta las observaciones que le dieron origen, objetando en éstas los preconceptos con las que se formularon (la crítica). Este último movimiento produce las re-estructuraciones más importantes del conocimiento (revoluciones). (° indica composición o aplicación sucesiva).

Clases de modelos y avances en Argentina

Si los modelos y teorías de la física clásica encuentran su mejor expresión en las ecuaciones diferenciales es porque las magnitudes a describir se pueden pensar como continuas, es decir, una longitud o un intervalo de tiempo se pueden subdividir a voluntad en intervalos menores de la misma "especie" (longitud o tiempo). Pero los elementos de los sistemas biológicos rara vez son subdivisibles *ad libitum*. Un organismo no puede ser subdivido manteniendo sus propiedades. Los seres vivos están constituidos por partes interrelacionadas e interdependientes. La vida es el emergente de estos componentes y sus relaciones y en general no pueden desagregarse sin destruir la vida (Thienemann, 1965). Debemos señalar que a este pensamiento tradicional en ecología se le oponen hoy día los llamados "modelos de agentes interactuantes" que buscan ilustrar como un conjunto de reglas simples dan como resultado "estructuras emergentes" al analizarlos al nivel de comunidades. Señalamos que se trata de una visión individualista, construida a imagen y semejanza de la cultura dominante hoy día. Desde esta perspectiva la organización debe ser el resultado de la búsqueda individual del éxito (reproductivo, económico-social, etc.) (Holland, 1995). Esta visión está en directa oposición a la ecológica postulada por von Harnack en 1930, quien dice sobre la unidad biológica "se manifiesta en formas, está compuesta de partes armónicas; pone siempre el todo antes que las partes; cada uno constituye un mundo por sí mismo y todo; sin embargo, actúa armónicamente..." (Thienemann, 1965). Por el momento la visión individualista no ha trascendido el propio paradigma y por tanto no nos ocuparemos de ella.

Cuando consideramos el tamaño de una población hacemos referencia habitualmente al número de individuos que la conforman, es decir, la contamos usando números naturales. Decimos que las poblaciones son discretas y al mismo tiempo sostenemos que el tiempo es continuo. Para compatibilizar el cambio continuo con el tiempo de un sistema discreto debemos recurrir a los procesos estocásticos donde la continuidad se expresa en las probabilidades pero no en las realizaciones individuales del proceso que se desarrolla con discontinuidades tales como: eclosión, pupación, emergencia, muerte, en general llamados proceso de nacimiento y muerte. A diferencia de los procesos estocásticos más frecuentes en los libros de texto, los procesos biológicos tienen sesgo o tendencias y estas tendencias representan cierto grado de predeterminación. Así, si las condiciones son favorables para el desarrollo de las larvas será más probable el evento pupación que el evento muerte y la relación se invertirá en condiciones muy desfavorables. El resultado para una larva será el resultado de su suerte, pero ésta es echada con dados cargados. Vale decir por lo tanto, que los procesos biológicos comparten elementos del azar puro y del determinismo. A este tipo de estocasticidad se la denomina intrínseca para distinguirla de aquella que proviene de las circunstancias externas azarosas como podrían ser los factores climáticos. Los factores externos constituyen la estocasticidad extrínseca.

Aun así, existen tanto modelos continuos como discretos-estocásticos para describir las poblaciones de mosquitos. La racionalidad del uso de unos y otros está ligada a las preguntas que se quieren contestar y al problema en sí mismo. Por ejemplo, los modelos continuos no pueden dar cuenta de procesos de extinción de manera natural. La suerte juega un rol importante para las pequeñas poblaciones. Pero ¿qué quiere decir pequeña? Dejamos esta pregunta pendiente para contestarla luego en un caso particular. La relación entre modelos deterministas planteados en términos de ecuaciones diferenciales y modelos estocásticos planteados en términos de procesos de vida y muerte está dada por ser los primeros el límite para poblaciones que tienden a infinito de los segundos (Ethier y Kurtz, 1986; Kurtz, 1970; 1971; 1976). Vale decir que si X es la cantidad de individuos en el ambiente A, las ecuaciones diferenciales reflejan la dinámica de la densidad de población $x=X/A$ tomada en el límite de un ambiente infinito. Los modelos en ecuaciones diferenciales ordinarias, describen densidades de poblaciones. Estos permiten explorar con eficacia los elementos cualitativamente más importantes. A esto último y a la facilidad con que es posible analizarlos en términos de dinámica no-lineal (Solari *et al.*, 1996) se debe su prevalencia en el campo de la biomatemática. Los modelos estocásticos basados en procesos de saltos o procesos de vida y muerte (Kolmogoroff, 1931; Feller, 1940; Kendall, 1949; 1950) son más apropiados y naturales para la descripción de procesos poblacionales, pero mucho menos para avanzar en el análisis matemático de los mismos con los conocimientos matemáticos del presente.

Otra división importante en términos de modelos que nos ocupan se da entre los epidemiológicos, ecológicos y eco-epidemiológicos. Los modelos epidemiológicos para enfermedades transmitidas por mosquitos tienen una larga historia principalmente asociada a la malaria y solo en tiempos recientes al dengue (Reiner *et al.*, 2013). Los modelos propuestos a principios del siglo XX por Ross y luego perfeccionados por MacDonald (MacDonald, 1956;

MacDonald *et al.*, 1968) describen la evolución en términos de ecuaciones diferenciales. En el tiempo trascurrido entre unos y otros se comenzó a entender el papel fundamental de la estocasticidad en los procesos epidémicos (Bartlett, 1953; 1956; 1957). En los modelos mencionados de malaria, que dieran un fuerte impulso a la epidemiología matemática (Anderson y May, 1979; Brauer y Castillo-Chavez, 2001; Brauer *et al.*, 2008), los mosquitos están representados solo como un vector (abstracto) de la enfermedad.

Modelos epidemiológicos desarrollados en Argentina

El desarrollo de modelos epidemiológicos en Argentina está representado por las investigaciones de Laneri (Centro Atómico Bariloche) y colaboradores. Estos trabajos están orientados al estudio de la malaria y utilizan datos de la situación en la India (escenario habitual de estos estudios desde los trabajos de Ross). En particular se estudian las series temporales de casos de malaria y su relación con el régimen de lluvias y otros factores.

En el artículo de Laneri *et al.* (2010) se menciona el estudio de un modelo determinista que describe a los seres humanos en cuatro clases: susceptibles, infectados (expuestos), infecciosos y temporalmente recuperados (pueden volverse susceptibles con el tiempo), mientras que los mosquitos se describen en dos clases: infectados e infecciosos. La fuerza de la infección (número de nuevos casos en relación al número de personas susceptibles por unidad de tiempo) depende de las lluvias. El modelo no fue expresado en fórmulas por lo que el trabajo no permite el análisis crítico. Como resultado del mismo, los autores concluyen que la precipitación acumulada en los últimos seis meses es la variable que permite el mejor ajuste del modelo a los datos epidémicos en regiones donde la malaria no es endémica, donde está asociada a los vientos monzones. Todo esto siempre bajo la restricción del tipo de modelos utilizados.

En Bhadra *et al.* (2011) se estudia un modelo de malaria donde los humanos susceptibles pueden ser de dos tipos distinguiéndose a aquellos que resultan en casos leves y severos, e igual distinción cabe para los humanos infecciosos. Las poblaciones de mosquitos no son representadas más que de manera muy indirecta por la fuerza de infección que es simulada por un proceso de Poisson (Durrett, 2001), una forma particular de los procesos de Levy (el nombre usado en la publicación). Este supuesto tiene su origen en que los procesos de Poisson son el corazón de los procesos estocásticos por saltos característicos de la dinámica poblacional (Feller, 1940). En estos estudios los modelos contienen parámetros libres cuyo valor se ajusta utilizando datos epidémicos existentes y técnicas estadísticas modernas. De ésta manera, la pregunta que responden es: ¿qué combinación de parámetros produce la máxima verosimilitud para la afirmación: los datos empíricos pudieron haber sido producidos por la familia paramétrica de procesos modelados? Un mal ajuste permitiría rechazar la tesis, un buen ajuste por el contrario no permite conclusión ya que el procedimiento permite obtener buenos ajustes por las razones equivocadas. En definitiva, el modelo, que no está exento de cierta racionalidad, se inscribe en los términos del empirismo descripto al final de la subsección “Crítica del empirismo extremo”. El estudio de Bhadra *et al*. (2011) se inserta en el debate sobre la influencia del régimen de lluvia en la epidemiología de la malaria. Estos estudios han tenido una continuación a lo largo de las misma línea en Laneri *et al.* (2015). Este tipo de enfoque estima siempre que donde una enfermedad (por ejemplo, Zika) no se ha dado previamente, no ha de darse en el futuro, ésta es la forma extrema de la experiencia como saber, aquello de lo que no hay antecedentes no puede suceder. Los aportes de estos estudios (por ejemplo Bhadra *et al*., 2011 y Laneri *et al*., 2015) deben entenderse entonces como herramientas que perfeccionan el aprender de la experiencia sin producir un rebasamiento de las mismas.

Modelos ecológicos y eco-epidemiológicos en Argentina

Como resultado de una colaboración entre el Grupo de Estudio de Mosquitos y el grupo que estudia la Dinámica de los Sistemas Complejos, ambos de la FCEyN-UBA, se desarrolla desde el año 2004, un modelo ecológico para el mosquito *Ae. aegypti* y se utiliza a éste como soporte para investigaciones epidemiológicas. Daremos una reseña de las principales contribuciones en términos de comprensión aportada por este programa de investigación.

Modelos ecológicos

El modelo, que lleva por nombre “aedesBA”, describe el ciclo de vida del mosquito *Ae. aegypti* en términos de procesos estocásticos (Otero *et al.*, 2006) y está orientado a describir el desarrollo del mosquito en climas templados, es decir que presta especial atención a la biología del mosquito en función de la temperatura. A diferencia de modelos precedentes como el modelo de Focks *et al.* (1993) no incluye umbrales de temperatura para el desarrollo sino que deja que los mismos surjan del propio modelo. En su primera etapa incluyó un término de mortalidad dependiente de la densidad en el estadio de larva que regula la población según la disponibilidad de sitios de cría. A los fines del modelado, en un sitio de cría se desarrollan en promedio, en el momento más productivo de la temporada, unas siete larvas tal como resulta de los estudios de los criaderos en los cementerios de la ciudad de Buenos Aires (Vezzani *et al.*, 2004). Cada manzana (unidad geográfica de descripción del modelo) está considerada como un espacio homogéneo a la que se le asigna una capacidad de carga máxima equivalente un número de criaderos (*Breeding sites* = BS), es decir la capacidad de producir en conjunto (7*BS) larvas en plena estación. El primer modelo no incluyó el vuelo del mosquito y planteó el debate sobre la regulación de las poblaciones de mosquitos. En el límite de infinitos sitios de cría, la densidad poblacional sigue una ecuación diferencial. ¿Cuán realista sería dejar de lado la casualidad y limitarnos al límite determinista? La respuesta es sencilla, en el límite determinista se pierde la correspondencia de la población con la abundancia de criaderos, los comportamientos cualitativos que se obtienen en función de la amplitud anual de la oscilación de la temperatura son distintos para valores razonables de sitios de cría por manzana. Recién cuando se llega a un millón de sitios de cría (pensemos en siete millones de larvas por manzana a principios de febrero) el comportamiento del modelo determinista se asemeja al del modelo estocástico. Concluimos que para que se pueda aplicar el modelo en el caso límite es necesario un número tan grande de sitios de cría que deja de tener significado biológico (Fig. 4).

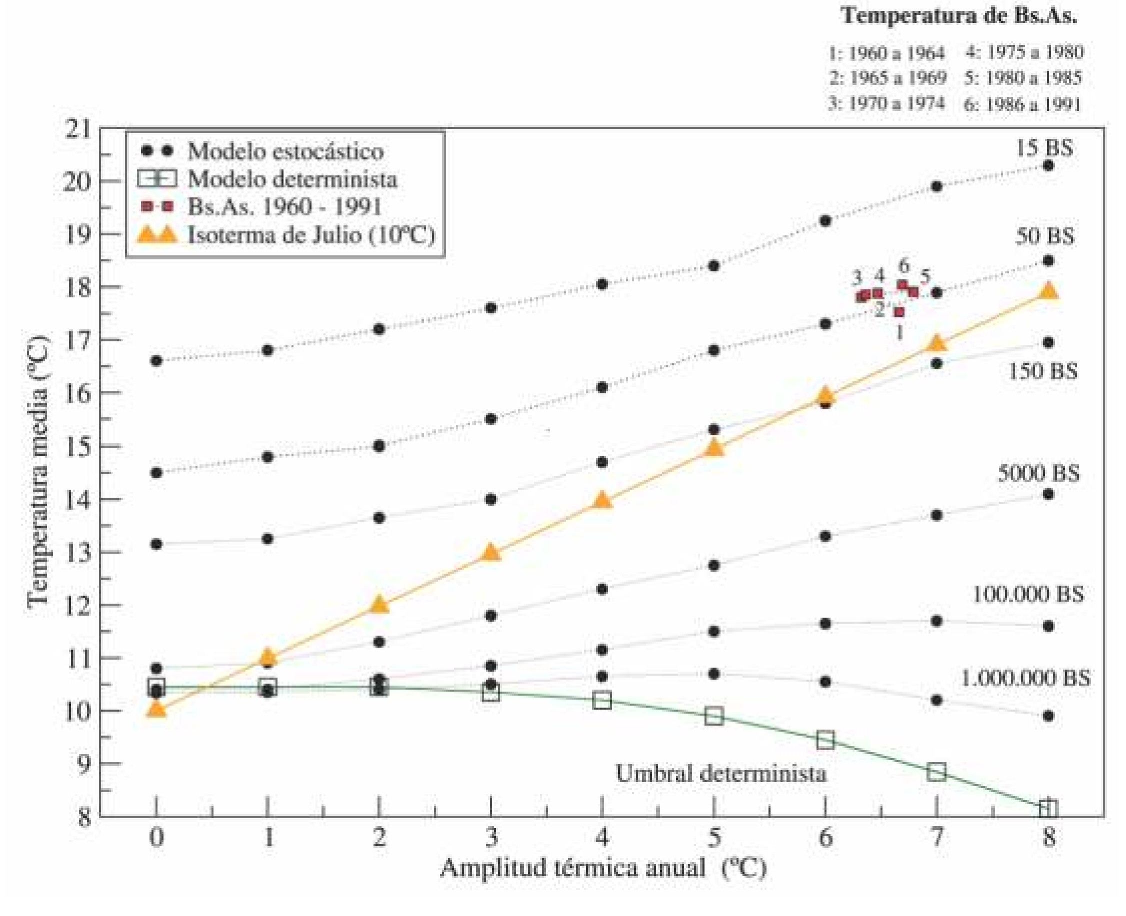


Figura 4: Umbrales. Para el modelo estocástico sin vuelo se calcula las curvas en función de la temperatura media anual y de la amplitud térmica anual para la cual se tiene probabilidad de extinción 0.5 de un año a otro. Incrementando la capacidad del ambiente (BS) se logra supervivencia en condiciones más adversas. Aún así, esta sucesión tiene un límite que es el resultado de no tener límites en la capacidad de cría (BS tiende a infinito). La figura ilustra como la elección de modelo puede llevarnos a cambiar las conclusiones. El modelo determinista (cuadrados) tiene un comportamiento cuantitativa y cualitativamente distinto con la amplitud térmica anual que el modelo estocástico. El criterio de la isoterma de 10 ºC en invierno (triángulos) muestra un criterio que no depende de la disponibilidad de sitios de cría. Este criterio no resulta malo para Buenos Aires pero funcionaría mal para otros sitios.

La estructura matemática en la que se transcriben los elementos biológicos no es neutra, ¿cómo implemento el modelo?, no es una simple cuestión de elección (Fig. 4). El modelo es capaz de reproducir el criterio de Christophers (1960) sobre los límites de distribución de *Ae. aegypti* pero al hacerlo nos advierte que el criterio está basado en una cancelación de errores. A temperatura constante y sin otras limitaciones en el desarrollo (por ejemplo en el laboratorio) una población suficientemente grande de mosquitos podría prosperar a esa temperatura, pero *Ae. aegypti* no se reproduce activamente en el invierno sino que mayormente lo pasa en el estado de huevo en las regiones templadas, el hábitat disponible tampoco es infinito. El criterio que fija como área posible de distribución de este mosquito, la franja entre la dos isotermas de 10 ºC en invierno, es el resultado de dos equívocos cuya influencia mayormente se cancela. Otero *et al.* (2008) estudiaron la influencia del vuelo en la dinámica poblacional de *Ae. aegypti*. Frente a la pregunta ¿cuánto vuela *Ae. aegypti*?, los datos en la literatura muestran una gran variedad de respuestas dependiendo del método utilizado para estudiarla. En muchos casos se reportan distancias máximas observadas, una cantidad sin mayor valor estadístico, en otros el resultado de liberaciones seguidas de escasísimas recapturas sin valor estadístico, en otro la distancia que podría volar en línea recta hasta caer exhausto. En el largo plazo hubo que realizar experimentos en circunstancias naturales (Bergero *et al.*, 2013) para llegar a una respuesta sólida: en la región templada de Argentina, las poblaciones silvestres de *Ae. aegypti* no suelen alejarse más allá de una distancia del orden de los 40 m de sus sitios de cría, aunque pueden alejarse algo más ayudados por la actividad humana, digamos 65 m.

Los modelos de Otero *et al.* (2008) muestran un ciclo de extinción-repoblación del territorio en regiones templadas. Durante el invierno, al permanecer *Ae. aegypti* mayormente en estado de huevo pueden llegar a extinguirse en algunos sitios o manzanas, mientras que durante el verano la dispersión por el vuelo hará que recolonicen esos sitios. Este proceso solo es posible por el azar. Digamos que al fin del otoño cada sitio de cría colonizado es un billete de lotería que podría recibir un premio en la primavera siguiente, y que los billetes de lotería los consiguen prácticamente gratis durante el verano. La población sobrevive porque a pesar de que muchos serán billetes perdedores, los ganadores que hubiere serán suficientes como para que la población vuelva a expandirse y conseguir "igual" cantidad de billetes para el siguiente juego. Este tipo de dinámica es posible debido a que se consideran muchas manzanas; sin embargo, la persistencia en una manzana aislada requiere de una densidad de sitios de cría unas cuantas veces mayor. Estos primeros modelos producen simulaciones de la actividad de oviposición del mosquito que tienen una buena correspondencia con la actividad medida por ovitrampas y por tanto parecen servir como base para estudios epidemiológicos de enfermedades transmitidas por este mosquito.

Las primeras dos versiones del modelo no incluían el régimen de lluvias pues se pensaba a este como regular, es decir que la probabilidad de precipitaciones dependía solamente del intervalo de tiempo considerado y esta precipitación no constituía un factor determinante de la dinámica. Pero durante el verano de 2009 ocurrió en la región una sequía de importancia histórica. En principio esta sequía tenía la capacidad de imposibilitar la reproducción del mosquito al no darse las condiciones de inundación de los sitios de cría que determinan la eclosión de los huevos. Sin embargo, esa temporada fue la primera en la que circuló el virus dengue en forma local y persistente tal cual lo predecían los modelos epidemiológicos desarrollados por el grupo (ver subsección *Modelos eco-epidemiológicos*). ¿Predecían los modelos por las razones equivocadas? Pronto se demostró que la incorporación de las lluvias en el modelo era incompatible con la forma fenomenológica de la mortalidad encontrada para las larvas. Por un lado la relación entre el número de larvas y el número de pupas por criadero del modelo no reproducía los valores encontrados en el campo, por otro, en el modelo cuando las lluvias eran aisladas, a cada lluvia le seguía una gran mortandad de larvas por el aumento súbito de su densidad. Este mecanismo de regulación tampoco parecía reflejar la realidad. El mecanismo de eclosión debía representarse de manera mucho más realista si se deseaba estudiar este problema y no solo eso, debía incorporarse la dinámica del alimento de las larvas. El modelo se tornaba por primera vez ecológico, abarcando la dependencia de una población (la del mosquito) con otra (la de los microorganismos) que conformaba su hábitat (Romeo Aznar *et al.*, 2013). No solo esto, el modelo resultaba sensible a las diferencias en el ciclo de vida reportadas por Grech *et al.* (2010), para mosquitos provenientes de distintas regiones, y a la vez mostraba insensibilidad a ciertas combinaciones de parámetros. En concreto, las poblaciones de mosquitos eran sensibles a la fecundidad diaria que es una combinación de dos parámetros del modelo, duración del ciclo gonadotrófico y fertilidad. Pareciera entonces que la fecundidad diaria es una característica sujeta a selección natural pero no así la duración del ciclo y la fertilidad por separado. En tal caso, debería encontrarse dispersión de estos últimos

números mientras se mantiene fijo el número de huevos por día. Esta característica se pudo identificar en datos provenientes de Misiones publicados por Tejerina *et al.* (2009), concluimos que los modelos nos llevan a formas distintas de mirar el proceso biológico.

El misterio de la circulación del virus dengue en la región de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) luego de la sequía se resolvió con facilidad: el efecto de la sequía no fue duradero. Las poblaciones se recuperaron muy rápidamente después de las primeras lluvias y no mostraron diferencias, ni en el modelo ni en mediciones de campo, con otras temporadas.

Pero este éxito también descorrió el velo de otro fracaso: los modelos no podían seguir correctamente las poblaciones luego de las lluvias, producían picos de actividad de oviposición mucho más romos (bajos y anchos) que los que se observan en el campo. La razón detrás de este problema resulta ser una mala descripción de la estadística de los tiempos de desarrollo y su dependencia con la abundancia de alimento. Un tema en el que no se contaba con información experimental más que en dos casos muy disímiles. Hubo de planearse y realizarse entonces una serie de experimentos para determinar las estadísticas de tiempos de desarrollo de *Ae. aegypti* en función de la abundancia de alimento y con esta información construir una nueva representación o conocimiento de este ciclo, cuya formalización fue comunicada por Romeo Aznar *et al*. (2015). Representación que reemplaza con ventajas al imaginario que se usaba hasta ese momento y contaba con 40 años de establecido, el modelo de Gilpin y McClelland (1979).

Un desarrollo independiente sobre el mismo mosquito se ha iniciado en el Instituto Multidisciplinario sobre Ecosistemas y Desarrollo Sustentable de la Universidad del Centro de la Provincia de Buenos Aires (sede Tandil) (Simoy *et al.*, 2015). Ese estudio se ha orientado en primer lugar al análisis de la temperatura en relación con la posibilidad de que este mosquito pueda establecerse en una región. El modelo desarrollado es lineal y por tanto, sirve principalmente para determinar temperaturas (sin considerar variaciones estacionales) por debajo de las cuales no es posible que las poblaciones se sustenten. Utilizando los mismos datos provenientes de la literatura de modelos previos (Focks *et al.*, 1993; Otero *et al.*, 2006), el análisis llega a determinar una temperatura cercana a los 12 ºC, para que *Ae. aegypti* se instale en una nueva región, la cual coincide razonablemente con la discutida en Christophers (1960) y con el resultado obtenido por Otero *et al.* (2006). En ninguno de estos casos los números representan un límite para la adaptación del mosquito, sino solamente el límite teórico del mosquito "quimera" que surge de la recolección de datos diversos en distintas locaciones y circunstancias.

Modelos eco-epidemiológicos

Utilizando como descripción de las poblaciones de mosquitos las producidas por los modelos ecológicos, se desarrollaron modelos epidemiológicos considerando la posibilidad de la circulación de dengue en la región metropolitana de Buenos Aires (Otero y Solari, 2010). Estos modelos indican que esta enfermedad puede circular y ser epidémica en la CABA y el gran Buenos Aires, solo si la circulación se inicia entre noviembre y febrero. Es siempre improbable que un caso importado produzca una epidemia, sin importar el momento del año, aunque naturalmente la probabilidad cambia, y es en enero cuando se produce la máxima probabilidad de que se desarrolle una epidemia. Sin embargo, el virus puede circular de manera no autosostenida durante una ventana temporal mucho más amplia. Es decir, que se producen unos pocos casos secundarios como consecuencia del constante arribo de personas infectadas, pero la transmisión no es capaz de sostenerse autónomamente en el tiempo. El trabajo fue enviado para su publicación en enero de 2009, antes de que se produjera la circulación del virus dengue en la región. El virus circuló de la manera predicha por el modelo tanto en las epidemias de 2009 como en la de 2016.

Una forma modificada del modelo de dengue fue utilizada para estudiar la mortalidad humana durante la epidemia de fiebre amarilla ocurrida en Buenos Aires en 1871 (Fernández *et al.*, 2013), para la cual existe un registro completo de los casos fatales (Acevedo, 1873). Con respecto a la fecha de inicio de la epidemia (llegada del ser humano portador del virus a consecuencia del cual se desató la epidemia), existen dos teorías: la primera sostiene que arribó por barco desde Brasil y que el virus circulaba desde mediados de diciembre (Penna, 1895), mientras la segunda sostiene que fue consecuencia de las epidemias ocurridas en Corrientes y Asunción del Paraguay, lo que sugiere que el inicio fue durante los primeros días de enero (Ruiz Moreno, 1949). Las epidemias simuladas por el modelo no dejan duda: la evolución de la mortalidad es perfectamente compatible con la segunda opción e incompatible con la primera. Para entender la epidemia de 1871 hay que agregar entonces un factor histórico (guerra de la triple alianza) y factores ambientales como el rápido crecimiento de la ciudad por la fuerte inmigración y falta de acceso al agua que daba como resultado su acumulación en los domicilios. Pero el modelo no

explica todo bien, justifica el desarrollo en el foco inicial que ocurrió en el barrio de San Telmo, pero no logra expandir la epidemia al resto de la ciudad utilizando valores realistas de la capacidad de vuelo del mosquito. Al modelo le falta la contribución de la movilidad de los seres humanos para la propagación de la epidemia.

Las contribuciones de los desplazamientos de los seres humanos al desarrollo local (dentro de una misma urbe) de una epidemia fueron exploradas en los estudios de Otero *et al.* (2011) y Barmak *et al.* (2011). Recientemente Barmak *et al.* (2016) especulan sobre distintos escenarios posibles debidos a los desplazamientos de las personas; sin embargo, las predicciones de este autor no coinciden con las observaciones realizadas en la CABA, probablemente por el número exagerado de sitios de cría utilizado en el estudio. También se han utilizado estos modelos para estimar los efectos de diversas intervenciones de control de mosquitos del tipo de las que se realizan durante las epidemias (Barmak *et al.*, 2014).

Utilitarismo y modelos

Debemos volver al discurso epistemológico para abordar la cuestión de la utilidad de los modelos, y en particular los matemáticos, más allá de su aporte al conocimiento. Desde la caída del dogma académico (Nisbet, 1971): "**el conocimiento es bueno en sí mismo**", la ciencia debe justificarse ante la sociedad que la financia de manera de explicitar beneficios de otro tipo (económicos, en salud, etc.) que producen las investigaciones. Este es el sentido utilitario de la pregunta ¿para qué sirven los modelos? La respuesta que se busca debe ser directa y no mediada, como sería: "los modelos sirven para entender mejor y a partir de ese entendimiento se espera derivar beneficios sociales". Más descarnadamente podríamos preguntar ¿cuál es el discurso para obtener financiamiento de quienes trabajan en modelos? y ¿finalmente se cumple lo que promete este discurso?

Los modelos, cualquiera fuere su tipo, pueden utilizarse para interpolar y extrapolar el conocimiento. Si el desarrollo de los mosquitos depende de la temperatura y ese dato se incorpora en el análisis podemos preguntarnos ¿cómo cambiarían las poblaciones de mosquitos si la temperatura media anual aumentara en 1 ºC? o, ¿cómo afectaría el aumento de la temperatura media en 1 ºC a la transmisión de enfermedades en la cual el mosquito es vector?

Sobre estas preguntas tenemos expectativas de las respuestas previas al modelado. Si solo cambia la temperatura media y todos los demás factores se mantienen iguales, y se considera una región templada donde las poblaciones de mosquitos adultos declinan en el invierno, **y todo lo que ignoro se puede ignorar sin mengua en el entendimiento**, entonces esperamos una temporada más larga de presencia de mosquitos y por lo tanto un periodo favorable a la propagación de epidemias. Predicción para la cual se asume sin decirlo, por ejemplo, que el aumento de temperatura no irá en desmedro de las poblaciones en los meses de más calor. Más difícil, pero aún posible de realizar sin modelos, es predecir si la población de mosquitos aumentará o no, ya que esta depende de la capacidad de carga del ambiente y en particular de la producción de alimentos para el mosquito. Cuando tomamos en consideración que los alimentos de las larvas están conformados por una microbiota cuya tasa de reproducción depende fuertemente de la temperatura y por lo tanto es afectada, no siempre favorablemente, por el incremento de la misma, el resultado del cambio climático ya no se puede pensar sin el auxilio de modelos que permitan realizar el balance entre lo que se gana y lo que se pierde en el cambio. Pudiera ocurrir que el aumento de temperatura llevara a la misma por sobre los valores óptimos para la reproducción de la microbiota relevante para la alimentación de las larvas, y por lo tanto a un empobrecimiento del ambiente reflejado en una menor capacidad de carga del mismo y finalmente en una menor población de mosquitos, pero al mismo tiempo habría una temporada de reproducción de los mosquitos más larga. En consecuencia surge la pregunta: ¿cuál es el efecto de un menor número de mosquitos durante un período más prolongado sobre la propagación de las epidemias?

Los modelos sufren limitaciones similares, en particular, la condición expresada anteriormente en negritas toma formas concretas, uno puede haber incorporado al modelo la dependencia del hábitat con la temperatura o puede haber decidido *a priori* que, para las preguntas que se considerarían, este elemento no era importante por lo que fue excluido para simplificar el modelo. El modelo podrá contestar la pregunta sobre la modificación de la abundancia de vectores por el aumento de la temperatura en ambos casos, pero en uno lo hará habiendo optado por una ignorancia parcial como consecuencia de la cual la pregunta no se puede legítimamente formular al modelo. En el otro caso, podrá contestarse: "a nuestro leal saber y entender el resultado esperable sería...".

Concluimos que **los modelos, al igual que los científicos, contestan las preguntas siempre desde saberes parciales y puesto que no es posible salir de la ignorancia de lo que ignoramos, debemos tener clara consciencia de lo que sabemos y desde qué saberes estamos produciendo las respuestas y/o predicciones** [reconocemos la inspiración de este párrafo en Morin (2005) y su prédica de una ciencia con consciencia de sí misma (Morin, 1984)].

Ilustraremos esta situación con algunos fracasos de los modelos matemáticos en la subsección *"Predicción con modelos matemáticos"* pero antes debemos señalar que todas las predicciones están sujetas a esta regla. En particular, los modelos con escaso entendimiento que nos ofrece la tecnología (el saber hacer) por medio de sofisticadas mediciones y regresiones estadísticas (sofisticada es usado aquí en su doble sentido de "técnicamente avanzado" como por su raíz en sofisma: falsedad con apariencia de verdad). ¿Qué entender extrapolan esos modelos? ¿No es acaso meramente la experiencia sin más elaboración? El enunciado completo de este empirismo sería:

Asumiendo:

- las variables elegidas por su accesibilidad y/o disponibilidad son todas las relevantes al fenómeno (estén disponibles o no),
- las relaciones entre las variables elegidas es fija y constituyen una ley natural,
- esa ley se expresa en relaciones como las preestablecidas por la familia de modelos ajustados (elegidos según el hábito y la conveniencia de quien produce el modelo),
- el futuro no es más que una muestra de la misma estadística que se recopiló en el pasado.

Se predice ...

Si el enunciado se realizara en forma completa, pocos escucharían a estas promesas tecnológicas.

Una segunda conclusión debe sacarse: **no es recomendable que los modelos sean usados como "cajas negras"**, o mejor dicho oráculos, por personas que desconocen la estructura de los mismos, sus fortalezas y debilidades, es decir, personas que son incapaces de distinguir lo que "predicen desde el entendimiento" de lo que "predicen desde la ignorancia". Anticipamos que los "fracasos" de los modelos matemáticos se deben a haber infligido ésta regla.

Predicción con modelos matemáticos

Es importante señalar que el uso de modelos matemáticos no garantiza la calidad de las predicciones ya que estas dependen de la calidad del modelo, lo apropiado que fuere para responder las preguntas que se desea responder y la capacidad crítica y conocimiento del mismo de quien lo utiliza. Es interesante notar que uno de los modelos epidemiológicos tradicionales, como es el modelo de Ross-MacDonald para la malaria (MacDonald *et al.*, 1968) fue utilizado en Nigeria para planificar acciones para disminuir la incidencia de malaria (Najera, 1974). El trabajo indica que los resultados del modelo epidemiológico tenían grandes desacuerdos con lo observado como consecuencia de las aplicaciones de DDT, cloroquina y pirimetamina. Este resultado se podía anticipar ya que el modelo carece de elementos para establecer la cadena causal del uso de insecticidas sobre los mosquitos, toda vez que los mismos están representados en forma efectiva, vale decir que las poblaciones de mosquitos no se simulan sino solo su efecto sobre la transmisión de la enfermedad.

En el año 2005 el Ministerio de Salud de la Nación Argentina realizó un estudio titulado "Investigación de las variables que limitan la ocurrencia de dengue en el Área Metropolitana de Buenos Aires y su análisis como nuevas herramientas para la vigilancia" (Seijo *et al.*, 2005). En ese estudio se utilizó el modelo de Focks antes citado concluyéndose que el dengue no podía circular en el área metropolitana en razón de que el periodo de incubación extrínseca del virus a las temperaturas características de la región superaba (levemente) la vida del mosquito adulto. En una publicación posterior se intentó explicar el fracaso de la predicción (con la consecuencia de una falta de preparación para la emergencia) por un aumento de las temperaturas medias durante el periodo (Seijo *et al.*, 2009). Lo cierto es que el modelo de Focks, y por tanto indirectamente quienes lo usaron, utilizan un atajo haciendo vivir a cada mosquito adulto un tiempo preciso fijado por omisión en 12 días. Tal tiempo preciso no existe, la vida del mosquito adulto tiene variabilidad importante, tanto en promedio como de individuo a individuo, tal como es reportado en la literatura. El atajo que utiliza el modelo carece de consecuencias en climas tropicales, pero resulta determinante en climas templados.

¿Hacia dónde van los estudios en modelos matemáticos?

En primer lugar deseamos señalar el trabajo de revisión llevado a cabo por Juan Aparicio de la Universidad Nacional de Salta (Castillo-Chavez *et al.*, 2012) donde se discuten algunos desafíos del trabajo en epidemiología matemática y las dificultades que plantean los problemas por la movilidad del patógeno y el portador. La gran interconexión del mundo que permite por ejemplo que una persona que adquiere fiebre amarilla en Angola pueda tornarse contagioso después de arribar a China (tal como viene sucediendo en la actual epidemia en el país Africano). En ese estudio se hace una revisión de las particularidades de diversas enfermedades y los intentos por reflejar estas particularidades en distintos tipos de modelos.

Los futuros desarrollos en modelos matemáticos parecen apuntar en dos direcciones bien definidas según fuere el tipo de modelo: los modelos epidemiológicos buscan incorporar nuevas formas de modelar de manera efectiva las poblaciones de mosquitos y la capacidad de los vectores de transmitir enfermedades, la dependencia de estas con factores climáticos y geográficos como así también nuevos y mejores métodos para relacionar los modelos con los datos epidemiológicos existentes y aportar al análisis de los mismos. Los modelos complejos por su parte, aspiran a incorporar las interacciones dentro de la misma especie, entre especies y, fundamentalmente, la capacidad de adaptación de los organismos y su evolución, abarcando escalas temporales mucho más amplias que las actuales y proveyendo un marco teórico para el estudio de las posibles consecuencias de intervenciones ambientales.

Bibliografía

1. Acevedo I. 1873. Estadística de la mortalidad ocasionada por la epidemia de fiebre amarilla durante los meses de enero, febrero, marzo, abril, mayo y junio de 1871. Buenos Aires: Imprenta del Siglo, (y de La Verdad).
2. Anderson RM, May R. 1979. Population biology of infectious diseases. Nature. 280: 361–367.
3. Andersson H, Britton T. 2000. Stochastic epidemic models and their statistical analysis. Lecture notes in statistics, vol. 151. Berlin: Springer-Verlag.
4. Bar-Zeev M. 1958. The effect of temperature on the growth rate and survival of the immature stages of *Aedes aegypti*. Bull Entomol Res. 49: 157–163.
5. Barmak DH, Dorso CO, Otero M, Solari HG. 2011. Dengue epidemics and human mobility. Phys Rev. E84, 011901.
6. Barmak DH, Dorso CO, Otero M, Solari HG. 2014. Modelling interventions during a dengue outbreak. Epidemiol Infect. 142: 545–561.
7. Barmak DH, Dorso CO, Otero M. 2016. Modelling dengue epidemic spreading with human mobility. Phys A. 447: 129–140.
8. Bartlett MS. 1953. Stochastic processes or the statistics of change. J R Stat Soc Ser C Appl Stat. 2: 44–64.
9. Bartlett MS. 1956. Deterministic and stochastic models for recurrent epidemics. En: Proceedings of the third Berkeley symposium on mathematical statistics and probability: Statistics. Neyman J ed. 4: 109.
10. Bartlett MS. 1957. Measles periodicity and community size. J R Stat Soc Ser A Stat Soc. 120: 48–60.
11. Bergero P, Ruggerio C, Lombardo R, Schweigmann N, Solari HG. 2013. Dispersal of *Aedes aegypti*: field study in temperate areas and statistical approach. J Vector Borne Dis. 50: 163–170.
12. Bhadra A, Ionides EL, Laneri K, Pascual M, Bouma M, Dhiman RC. 2011. Malaria in northwest India: Data analysis via partially observed stochastic differential equation models driven by lévy noise. J Am Stat Assoc. 106: 440–451.
13. Brauer F, Castillo-Chavez C. 2001. Mathematical models in population biology and epidemiology. Berlin: Springer.
14. Brauer F, van der Driessche P, Wu J. eds. 2008. Mathematical epidemiology. Lecture Notes in Mathematics, Mathematical Biociences Subseries, vol. 1945. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
15. Carrington LB, Armijos MV, Lambrechts L, Barker CM, Scott TW. 2013. Effects of fluctuating daily temperatures at critical thermal extremes on *Aedes aegypti* life-history traits. Plos ONE. 8: e58824.
16. Castillo-Chavez C, Aparicio JP, Gil JF. 2012. Roles of host and pathogen mobility in epidemic outbreaks: Mathematical, modeling and epidemiological challenges. Biomat 2011: 204–220.
17. Christophers R. 1960. *Aedes aegypti* (L.), the yellow fever mosquito. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
18. Durrett R. 2001. Essentials of stochastic processes. New York: Springer Verlag.
19. Ethier SN, Kurtz TG. 1986. Markov processes. New York: John Wiley and Sons.
20. Feller W. 1940. On the integro-differential equations of purely discontinuous Markoff processes. T Am Math Soc. 48: 488–515.
21. Fernández ML, Otero M, Schweigmann N, Solari HG. 2013. A mathematically assisted reconstruction of the initial focus of the yellow fever outbreak in Buenos Aires (1871). Papers in physics. 5: 050002.
22. Focks DA, Haile DC, Daniels E, Moun GA. 1993. Dynamics life table model for *Aedes aegypti*: Analysis of the literature and model development. J Med Entomol. 30: 1003–1018.
23. Gilpin ME, McClelland GAH. 1979. Systems analysis of the yellow fever mosquito *Aedes aegypti*. Fortschr Zool. 25: 355-388.
24. Grech MG, Ludueña-Almeida F, Almirón WR. 2010. Bionomics of *Aedes aegypti* subpopulations (Diptera: Culicidae) from Argentina. J Vector Ecol. 35: 277–285.
25. Holland J. 1995. Hidden order: how adaptation builds complexity. New York: Basic Books.
26. Kant I. 2003. Crítica de la razón pura Traducción al castellano de José del Perojo y José Rovira Armengol (original en alemán, 1787). Buenos Aires, Editorial Losada.
27. Kendall DG. 1949. Stochastic processes and population growth. J R Stat Soc Series B Stat Methodol. 11: 230–282.
28. Kendall DG. 1950. An artificial realization of a simple “birth-and-death” process. J R Stat Soc Series B Stat Methodol. 12: 116–119.
29. Kolmogoroff A. 1931. Über die analytischen Methoden in der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Math Ann. 104: 415–458.
30. Kurtz TG. 1970. Solutions of ordinary differential equations as limits of pure jump Markov processes. J Appl Prob. 7: 49–58.
31. Kurtz TG. 1971. Limit theorems for sequences of jump processes approximating ordinary differential equations. J Appl Prob. 8: 344–356.
32. Kurtz TG. 1976. Limit theorems and diffusion approximations for density dependent Markov chains. Math Prog Stud. 5: 67.
33. Laneri K, Bhadra A, Ionides EL, Bouma M, Dhiman RC, Yadav RS, Pascual M. 2010. Forcing versus feedback: epidemic malaria and

monsoon rains in northwest India. PLoS Comput Biol. 6: e1000898.
34. Laneri K, Paul RE, Tall A, Faye J, Diene-Sarr F, Sokhna C, Trape JF, Rodó X. 2015. Dynamical malaria models reveal how immunity buffers effect of climate variability. Proc Natl Acad Sci USA. 112: 8786–8791.
35. MacDonald G. 1956. Epidemiological basis of malaria control. Bull WHO. 15: 613.
36. MacDonald G, Cuellar CB, Foll CV. 1968. The dynamics of malaria. Bull WHO. 38: 743.
37. Morin E. 1984. Ciencia con consciencia. Barcelona: Anthropos.
38. Morin E. 2005. Mesías, pues no. En: Bougnoux D, Le Moigne JL, Proulx S, eds. En torno a Edgar Morin. Argumentos para un método. Xalapa: Universidad Veracruzana. pp. 409-431.
39. Najera JA. 1974. A critical review of the field application of a mathematical model of malaria eradication. Bull WHO. 50: 449.
40. Nisbet RA. 1971. The degradation of the academic dogma: the university in America, 1945-1970. London: The John Dewey society lectureship series.
41. Ofuji K. 1963. Possibility of establishment of yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* (L.) in Japan. 2. Cold-and dry-resistance of eggs, ecological zero point of larvae, development of larvae in early spring, and general summary. Endemic Dis Nagasaki Univ. 5: 209–222.
42. Otero M, Solari HG. 2010. Mathematical model of dengue disease transmission by *Aedes aegypti* mosquito. Math Biosci. 223: 32–46.
43. Otero M, Solari HG, Schweigmann N. 2006. A stochastic population dynamic model for *Aedes aegypti*: Formulation and application to a city with temperate climate. Bull Math Biol. 68: 1945–1974.
44. Otero M, Schweigmann N, Solari HG. 2008. A stochastic spatial dynamical model for *Aedes aegypti*. Bull Math Biol. 70: 1297–1325.
45. Otero M, Barmak DH, Dorso CO, Solari HG, Natiello MA. 2011. Modeling dengue outbreaks. Math Biosci. 232: 87–95.
46. Penna J. 1895. Estudio sobre las epidemias de fiebre amarilla en el Río de la Plata. Anales del Departamento Nacional de Higiene. 1: 430.
47. Piaget J, García R. 1989. Psychogenesis and the history of science. New York: Columbia University Press.
48. Reiner RC, Perkins TA, Barker CM, Niu T, Chaves LF, Ellis AM, George DB, Le Menach A, Pulliam JRC, Bisanzio D, *et al*. 2013. A systematic review of mathematical models of mosquito-borne pathogen transmission: 1970–2010. J R Soc Interface. 10: 20120921.
49. Romeo Aznar V, Otero MJ, De Majo MS, Fischer S, Solari HG. 2013. Modelling the complex hatching and development of *Aedes aegypti* in temperated climates. Ecol Model 253: 44–55.
50. Romeo Aznar V, De Majo MS, Fischer S, Natiello MA, Solari HG. 2015. A model for the development of *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* (and other insects) as a function of the available food. J Theor Biol. 365: 311–324.
51. Rueda LM, Patel KJ, Axtell RC, Stinner RE. 1990. Temperature-dependent development and survival rates of *Culex quinquefasciatus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 27: 892–898.
52. Ruiz Moreno L. 1949. La peste histórica de 1871. Fiebre amarilla en Buenos Aires y Corrientes. Paraná, Argentina: Nueva Impresora.
53. Seijo A, Espinosa M, Morales A, Gardenal C, Coto H, Zaidenberg M. 2005. Investigación de las variables que limitan la ocurrencia de dengue en el Área Metropolitana de Buenos Aires y su análisis como nuevas herramientas para la vigilancia. Fondos para investigaciones operativas, PNUD 98/003. Ministerio de Salud de la Nación.
54. Seijo A, Romer Y, Espinosa M, Monroig J, Giamperetti S, Ameri D, Antonelli L. 2009. Brote de dengue autóctono en el área metropolitana Buenos Aires. Experiencia del Hospital de enfermedades infecciosas F. J. Muñiz. Medicina (Bs As). 69: 593–600.
55. Simoy MI, Simoy MV, Canziani GA. 2015. The effect of temperature on the population dynamics of *Aedes aegypti*. Ecol Model. 314: 100–110.
56. Solari HG, Natiello MA, Mindlin BG. 1996. Nonlinear dynamics: A two-way trip from physics to math. London: The Institute of Physics Publishing.
57. Tejerina FE, Ludueña Almeida FF, Almirón WR. 2009. Bionomics of *Aedes aegypti* subpopulations (Diptera: Culicidae) from Misiones province, northeastern Argentina. Acta Trop. 109: 45–49.
58. Thienemann AF. 1965. Vida y mundo circundante: de la economía de la naturaleza. Buenos Aires: Eudeba.
59. Tun-Lin W, Burkot TR, Kay BH. 2000. Effects of temperature and larval diet on development rates and survival of the dengue vector *Aedes aegypti* in North Queensland, Australia. Med Vet Entomol. 14: 31–37.
60. Vezzani C, Velázquez SM, Schweigmann N. 2004. Seasonal pattern of abundance of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Buenos Aires city, Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 99: 351–356.

Foto: *Culex* sp. portando huevos de *Dermatobia hominis* (Oestridae)
Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 5

CONTROL DE POBLACIONES DE MOSQUITOS

Coordinadora

Corina M. **Berón**

El riesgo de que ocurra una epidemia en una región, causada por alguna enfermedad cuyo agente patógeno es transmitido por insectos está dado por tres condiciones fundamentales: que exista circulación del agente patógeno, es decir personas infectadas; que existan poblaciones susceptibles de enfermarse y que exista el vector que lo transmita; por lo tanto, la forma de evitar una epidemia es que alguna de estas condiciones centrales no se cumpla. Para ello, el control de las densidades poblacionales de los insectos vectores es crucial y representa la forma más sencilla y económica de control epidemiológico, fundamentalmente cuando no existen vacunas específicas para los patógenos que transmiten. Este control sanitario se puede realizar por medio de diversos agentes tanto químicos como biológicos que serán desarrollados en los siete capítulos que conforman esta sección. En el primer capítulo de esta sección (capítulo 18) se describen los diferentes productos de síntesis química más utilizados para el control de larvas y/o adultos de diferentes especies de mosquitos así como los distintos tipos de formulaciones de los insecticidas que están disponibles en el mercado. En los dos capítulos siguientes (19 y 20) se describen virus y bacterias entomopatógenas que provocan la enfermedad y muerte específicamente de larvas de mosquitos, y que pueden ser utilizados como insecticidas biológicos de alta especificidad y bajo impacto ambiental, también se discute la capacidad de manipular otros sistemas bacterianos con el mismo fin. Los capítulos 21 y 22 tratan sobre parásitos de larvas de mosquitos de algunas especies y analizan su capacidad como agentes de control poblacional de estos insectos. En el capítulo 23 se describe una gran diversidad de predadores tanto de larvas como de adultos de diversas especies de mosquitos, área poco explorada en Argentina.

Finalmente, en el capítulo 24 se analizan diversas señales químicas emitidas por los insectos, y cómo esas señales pueden ser utilizadas, ya sea para atraerlos hacia trampas mortales específicas, o para cambiar su comportamiento y evitar tanto su reproducción como su alimentación.

El objetivo central de estas estrategias es poder manipular los niveles poblacionales de los insectos para un control efectivo de las enfermedades que ellos transmiten, a través del manejo integrado. Entendiéndose por manejo integrado, el empleo de diferentes recursos con el menor costo ambiental posible, y según las necesidades específicas de cada situación, adecuando las estrategias según se trate de zonas endémicas o epidémicas. Para que el control de las poblaciones de vectores sea efectivo y se realice de forma responsable se deberá evaluar la necesidad en cada caso, realizando un balance entre la situación epidemiológica del lugar y la factibilidad de utilizar algunos de los diferentes métodos de control disponibles.

Control químico de poblaciones de mosquitos

Laura V. **Harburguer**
Paula V. **Gonzalez**
Eduardo N. **Zerba**
Susana **Licastro**
Héctor M. **Masuh**

Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (CONICET - CITEDEF). Villa Martelli, Buenos Aires.

lharburguer@citedef.gob.ar
pgonzalez@citedef.gob.ar
ezerba@citedef.gob.ar
slicastro@citedef.gob.ar
hmasuh@citedef.gob.ar

Desde tiempos muy remotos, el hombre ha utilizado productos químicos para combatir a las plagas. Homero documentó las propiedades "purificantes" del azufre, sabiendo que esta sustancia resultaba activa para controlar mohos, y causaba deficiencia en la respiración de los roedores y otros animales de sangre caliente. Existen registros del empleo de flores de piretro como insecticidas en la época de Jerjes, rey de Persia. Más cerca en el tiempo, se emplearon sales inorgánicas, compuestos del arsénico, derivados de hidrocarburos, ácidos inorgánicos y otras sales para combatir insectos y malezas. Sin embargo, el cambio fundamental surge con el desarrollo de los insecticidas de síntesis, que comienzan a emplearse a comienzos del siglo XX. Durante este período se desarrollaron la gran mayoría de los plaguicidas sintéticos que hoy se utilizan. Pese a las desventajas que el mal uso de estos productos conlleva, y los efectos de impacto ambiental que pueden devenir de su uso excesivo, siguen siendo el pilar de las estrategias de control de plagas en general, y de mosquitos en particular. En la actualidad, es impensable realizar un control de plagas sanitarias o agrícolas sin el empleo de algunas familias de plaguicidas sintéticos.

Introducción

Las modificaciones del ambiente, producto de la actividad humana, afectan a las poblaciones de animales estimulando su crecimiento o disminución, o bien modificando sus hábitos. Algunas especies pueden adaptarse y colonizar nuevos lugares al ser eliminados los sitios naturales de cría. El proceso de adaptación al ambiente humano, o antrópico, ha quedado demostrado por la presencia de especies de mosquitos que, por ejemplo, se crían tanto en su medio natural como en ambientes urbanos.

Mosquitos de distintas especies de los géneros *Aedes, Anopheles* y *Culex* son transmisores vectoriales de muchas de las enfermedades de importancia sanitaria en el mundo actual. El dengue, el chinkunguya y el Zika son transmitidos por *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus*, el paludismo es transmitido por *Anopheles* de distintas especies según la zona geográfica y otras enfermedades, como las encefalitis y la fiebre del Nilo del Oeste son transmitidas por mosquitos del género *Culex*.

La infección viral por dengue, es sin duda alguna, la enfermedad transmitida por artrópodos más común a nivel mundial en lo que se refiere a la tasa de morbilidad, con una incidencia que aumenta en las regiones tropicales de Centro y Sudamérica. La extensa distribución y la elevada incidencia de las infecciones por el virus dengue están relacionadas con la amplia distribución del mosquito *Ae. aegypti* y el aumento de la densidad poblacional en muchas grandes áreas urbanas junto con los crecientes movimientos interurbanos. La falta de programas efectivos para controlar al vector, y el deterioro del ambiente urbano son corresponsables. Durante la última década, la propagación del dengue fue muy dramática en virtualmente todos los países de Latinoamérica y el Caribe infestados con *Ae. aegypti*, siendo Brasil, Paraguay, Ecuador, Colombia y Venezuela los países más duramente golpeados (Gubler, 1988; Isturiz *et al*., 2000).

La eliminación de recipientes artificiales como los envases descartables, llantas y barriles donde se cría el mosquito *Ae. aegypti* es fundamental para prevenir la enfermedad. Sin embargo, junto con el control de los criaderos, deben implantarse el saneamiento ambiental, la participación de la comunidad, la comunicación y educación para la salud, el control químico y el control biológico (Licastro *et al*., 2010).

De acuerdo con la Organización Mundial de la Salud (OMS) la estrategia global para la prevención y control del dengue requiere un control vectorial

selectivo, integrado a la participación intersectorial y comunitaria (Reiter y Nathan, 2001). El mayor énfasis actualmente está dirigido a la participación en campañas para reducir los sitios de cría de las larvas del mosquito. La participación de la comunidad requiere un vínculo continuo entre ésta y el personal encargado de ejecutar el programa, con objeto de poner en marcha actividades tendientes a modificar los comportamientos humanos que propician la proliferación y el mantenimiento de criaderos potenciales de *Ae. aegypti*. Los criaderos no pueden eliminarse con solo mejorar los servicios básicos; también es esencial modificar las prácticas y comportamientos humanos que favorecen su existencia.

Por otro lado, los programas de saneamiento ambiental y eliminación de criaderos no han sido suficientes por si solos para disminuir los índices de infestación; por tal motivo, durante los últimos 40 años, el control del mosquito se ha logrado principalmente por métodos químicos. Éstos consisten básicamente en la aplicación de larvicidas en aquellos recipientes que funcionen como criaderos y no puedan ser eliminados, y el rociado con adulticidas en casos de epidemia o cuando las densidades del vector sean muy elevadas.

Otra de las enfermedades de transmisión vectorial es la malaria o paludismo, enfermedad parasitaria producida por protozoarios hemáticos del género *Plasmodium*. Las características clínicas más específicas y la gravedad de la enfermedad son dependientes de la especie de *Plasmodium* que la causa. Las especies de mosquitos implicadas en la transmisión, reconocidas en Argentina, son *Anopheles pseudopunctipennis* (hembras antropófilas y endófilas; criaderos: orillas de cursos de agua) en la región paraandina y *Anopheles darlingi* (cuyas hembras son antropófilas y exófilas; criaderos: márgenes de cuerpos de agua) en Misiones. La reducción de la incidencia de malaria en Argentina es un logro muy importante para la salud pública, y comienza en la segunda mitad de la década del 40 con el uso intensivo de lo que era entonces un nuevo insecticida: el DDT (1,1,1-tricloro-2,2-bis(4-clorofenil)-etano). Si bien actualmente la malaria representa un problema sanitario menor para el país, se ha planteado certificar en un futuro la interrupción de la transmisión vectorial. El séptimo ítem de los Objetivos de Desarrollo del Milenio (ODM VII) para la República Argentina que implica Combatir el VIH/Sida, el Chagas, Paludismo, Tuberculosis y otras enfermedades, incluye dentro de las metas “Paludismo: mantener el Índice Parasitario Anual por debajo de 1 % en las áreas de riesgo”. Para cumplir esta meta se desarrolla el Plan de Eliminación del Paludismo Autóctono en Argentina (Coordinación Nacional de Control de Vectores, 2010) para sortear las adversidades que impiden lograr la eliminación de la transmisión autóctona del paludismo.

Tipos de formulaciones y plaguicidas

Los plaguicidas registrados para el control de larvas y adultos de mosquitos poseen bajo riesgo para la salud humana y el medio ambiente si son utilizados de acuerdo con las instrucciones del marbete. Sin embargo, las estrategias actuales de control de mosquitos proponen la aplicación de plaguicidas en áreas urbanas y pese a que se utilizan productos de baja toxicidad en mamíferos y baja persistencia en el ambiente, presentan otros aspectos desfavorables como su poca especificidad (acción sobre especies no blanco) y un riesgo de exposición de la población en general. Por ello, el uso de medidas que disminuyan significativamente este riesgo son de gran importancia.

Por lo general, los plaguicidas o ingredientes activos no son utilizados en su forma pura, también llamada grado técnico. El ingrediente activo es mezclado con diferentes componentes no insecticidas para mejorar la estabilidad, reducir la toxicidad en organismos diferentes a la plaga, mejorar la eficacia o facilitar la manipulación del producto, creando así una formulación plaguicida.

Dentro de las formulaciones más comunes se encuentran:

- **Polvo mojable.** Es un formulado que se presenta en forma de polvo capaz de ser mojado y mante-nerse en suspensión en agua. El ingrediente activo está disperso en un inerte, y es formulado con coadyuvantes tales como humectantes, agentes de suspensión, adherentes y estabilizantes.
- **Gránulos.** Es una formulación sólida, uniforme, en forma de gránulos con dimensiones bien definidas, para aplicación directa. La materia inerte que sirve de soporte a los gránulos es un producto ya preformado, capaz de absorber el plaguicida o de recubrirse con él. Si el plaguicida es líquido, se absorbe directamente en el gránulo, y si es sólido se absorbe a través de una solución concentrada, o bien provocando su adherencia al gránulo, que previamente ha sido recubierto con materias adecuadas y compatibles con el plaguicida.
- **Concentrado Emulsionable.** Liquido homogéneo conteniendo el activo disuelto en solventes orgánicos con el agregado de tensioactivos adecuados para

generar una emulsión al ser diluido en agua.

- **Suspensión concentrada (floable).** Es una formulación líquida formada por una suspensión estable de un ingrediente activo sólido en agua, en presencia de surfactantes y estabilizantes, para ser suspendida en agua antes de su uso.
- **Formulaciones de liberación lenta.** Se preparan como briquetas, hilos o bloques, para proporcionar una liberación lenta del activo en el agua.
- **Formulaciones fumígenas.** Están constituidas por el principio activo mezclado con sustancias combustibles, comburentes e inertes, proporcionando humos letales a las plagas. El activo es liberado en los humos, quedando un residuo formado por las sustancias acompañantes que actuaron como soporte, catalizadores u oxidantes en las reacciones químicas.

Existe una gran variedad de familias y modos de acción de los insecticidas; a continuación se describen las familias más importantes que actualmente se encuentran en uso.

- **Organofosforados.** Este término incluye a todos los insecticidas derivados del ácido fosfórico. Actúan como inhibidores irreversibles de la acetilcolinesterasa (AChE), enzima que hidroliza la acetilcolina, un neurotransmisor presente en la sinapsis, que permite la continuidad del impulso nervioso. Si la acetilcolinesterasa es inhibida, la acumulación de acetilcolina en la sinapsis colinérgica provoca la aparición de síntomas tóxicos cuya secuencia típica es la pérdida de coordinación muscular, convulsiones y muerte. Es por esto que en condiciones normales, una vez que la acetilcolina ha cumplido su función, es hidrolizada inmediatamente por la AChE, generando como producto de la reacción colina y acetato, que son inocuos para el organismo. La AChE es una enzima muy importante del sistema nervioso, tanto en vertebrados como invertebrados, por lo que el modo de acción de los insecticidas organofosforados es el mismo en ambos grupos.

- **Carbamatos.** Este término incluye a los insecticidas derivados del ácido carbámico. Los carbamatos, al igual que los organofosforados, inhiben la AChE, sin embargo esta inhibición es reversible.
- **Piretroides.** Son análogos sintéticos de las piretrinas, un conjunto de moléculas insecticidas obtenidas a partir del piretro, un componente que se extrae de las flores de determinadas especies de *Chrysanthemun*. El piretro ha sido un insecticida muy exitoso, pero hay una serie de problemas asociados con su uso: es degradado rápidamente en presencia de la luz solar (su vida media promedio al aire libre es de unas pocas horas) y es fácilmente detoxificado por el metabolismo de los organismos blanco. En décadas recientes, los esfuerzos de la investigación se han encaminado a la obtención de productos de síntesis con estructura similar a las piretrinas pero con propiedades más favorables, conocidos como piretroides. Son más estables en presencia de luz solar (su vida media promedio al aire libre es de un mes) y muy efectivos contra una gran variedad de insectos plaga. Los piretroides, al igual que las piretrinas, interfieren con el funcionamiento de los canales de sodio dependientes de voltaje de las neuronas. Las células nerviosas intoxicadas producen descargas repetitivas del impulso nervioso, llevando a la parálisis y muerte del insecto.
- **Toxinas microbianas.** Desde hace tiempo se conoce la acción de distintas bacterias patógenas contra insectos, pero a pesar de se han descripto algunas especies, solamente unas pocas han alcanzado importancia en los tratamientos de control de mosquitos entre ellas, *Bacillus thuringiensis* spp. *israelensis* (*Bti*) es la más ampliamente utilizada, su acción será discutida detalladamente en el capítulo 20. Esta bacteria produce una protoxina o cuepo paraesporal durante la fase de esporulación que resulta altamente tóxica después de ser ingerida por insectos susceptibles. La clasificación de este activo como parte del control químico es controversial, ya que puede entenderse que el microorganismo que produce las toxinas es el encargado del control.
- **Reguladores de crecimiento de insectos y feromonas.** Corresponden a sustancias más modernas que pueden interferir en los procesos de desarrollo de los insectos o en su comportamiento afectando en gran medida la proliferación de los mismos.

Reguladores del crecimiento de los insectos

En la búsqueda de insecticidas más seguros, es decir, con modos de acción más selectivos y de menor riesgo para los organismos no blanco y el medio ambiente, se ha avanzado durante los últimos 20 años en el desarrollo de compuestos naturales y sintéticos capaces de interferir con los procesos de crecimiento, desarrollo y metamorfosis de los insectos blanco. Estos productos han sido llamados reguladores del crecimiento de los insectos (IGR, del inglés *insect growth regulators*). Los IGR difieren notablemente de los insecticidas convencionales, ya que ejercen su efecto insecticida a través de su acción sobre el desarrollo, la metamorfosis y la reproducción de los insectos, perturbando la actividad

normal del sistema endocrino (Hoffmann y Lorenz, 1998).

La metamorfosis que sufren los insectos desde el estado de huevo al de adulto, está regulada por un sistema hormonal complejo en el que intervienen principalmente la ecdisona (hormona de la muda = HM) y la hormona juvenil (HJ). Las concentraciones relativas de estas hormonas en el medio interno del insecto determinarán si la muda será desde un estadio inmaduro al siguiente o al estadio de adulto. Hay varios tipos de reguladores del crecimiento, según el proceso fisiológico de desarrollo de los insectos con el que interfieren, por ejemplo: los inhibidores de la síntesis de quitina; los análogos de la hormona juvenil, los agonistas y los antagonistas del receptor de la ecdisona u hormona de la muda y los antagonistas de la hormona juvenil. Cuando la larva o pupa muda, debe sintetizar una nueva cutícula, y uno de sus principales componentes es la quitina, un polímero de N-acetilglucosamina. Los inhibidores de la síntesis de quitina, interfieren con la síntesis de este polímero y ocasionan la formación de una cutícula anormal. La larva o pupa no puede mudar correctamente y muere en el intento sufriendo una rápida deshidratación. Los inhibidores de la síntesis de la quitina son los más numerosos (Hoffmann y Lorenz, 1998) pudiendo citar como ejemplos las benzoilfenilureas como el diflubenzurón, el triflumurón y el hexaflumurón. Los análogos de la hormona juvenil (HJ), también conocidos como juvenoides, imitan la actividad de la hormona del mismo nombre, que es producida en forma natural por los insectos durante el desarrollo de los estadíos inmaduros. Afectan mayormente la muda de larva a pupa o de pupa a adulto. Según la dosis, su efecto hace que las pupas o los adultos no se formen correctamente, o generan la aparición de larvas supernumerarias o adultoides que no existen en condiciones naturales (Hoffmann y Lorenz, 1998). Este grupo está formado por insecticidas de estructura química muy diversa, algunos como el metoprene, muy similares a la HJ endógena, y otros como el fenoxycarb y el pyriproxyfen, muy diferentes. Los agonistas del receptor de ecdisona actúan ligándose al receptor como el metoxifenocide mientras que los antagonistas compiten por el mismo. Dado que se trata de moléculas complejas, poca relevancia han tenido estos compuestos desde el punto de vista del control químico.

Cuando se utilizan IGRs se observa como resultado la reducción de emergencia de adultos. Sin embargo, parecen tener efectos secundarios, particularmente en la reproducción del adulto, como lo indican estudios utilizando inhibidores de la síntesis de quitina y análogos de HJ (Fournet *et al*., 1993; Belinato *et al*., 2009). Se ha demostrado que el tratamiento de larvas con dosis subletales de diferentes IGR, produce efectos sobre la fecundidad (aumento o disminución del número de huevos puestos) y sobre la fertilidad (reducción del porcentaje de eclosión o de la viabilidad de los huevos) de los mosquitos adultos (Fournet *et al*., 1993; Harburguer *et al*., 2014). También se ha estudiado la posibilidad de que ocurra un fenómeno conocido como transferencia horizontal que implica el traslado de los IGRs por las hembras de mosquitos desde superficies tratadas con estos activos hacia recipientes conteniendo larvas que no logran emerger como adultos (Dell Chism y Apperson, 2003).

Control de larvas

El uso de larvicidas solo debe considerarse como una medida complementaria al saneamiento básico. No es recomendado para especies cuyos criaderos están constituidos en sitios naturales difíciles de encontrar, como los huecos de los árboles. Sin embargo, ha resultado muy eficaz contra especies domésticas como *Ae. aegypti*, aunque muy tedioso y poco práctico por la gran cantidad y diversidad de recipientes a inspeccionar. Debido a que este mosquito se cría en recipientes donde es almacenada agua de consumo, los larvicidas deben tener muy baja toxicidad para los mamíferos y no alterar el sabor, olor o color del agua. En la actualidad, solo unos pocos compuestos cumplen con estos criterios: los IGR, metoprene, pyriproxyfen, diflubenzurón y novalurón; el organofosforado temefós; el biolarvicida *Bti* y el piretroide permetrina, aunque éste último está siendo cuestionado para este tipo de uso (WHO, 2006). En Argentina el larvicida más utilizado es el temefos en su formulación de gránulos. Lamentablemente se ha detectado una resistencia incipiente a este activo en nuestro país (Seccacini *et al*., 2008b) y está siendo reemplazado por el uso de *Bti*.

El control de las larvas de *Anopheles* es un método preventivo de eficacia probada, pero poco usado en los últimos años. Antes de la década del 40 del siglo pasado, las operaciones contra la malaria por lo general se centraron en el control de las larvas del mosquito vector. Con el descubrimiento de las propiedades insecticidas del DDT, el principal método de control fue el rociado de interiores dirigido a los mosquitos adultos. Posteriormente, con la prohibición en casi todo el mundo del DDT, los tratamientos residuales con este insecticida fueron reemplazados

por la aplicación de formulados de piretroides.

La OMS informa en distintos documentos sobre los larvicidas utilizados para el control de mosquitos según la Tabla 1 (Zerba, 2015).

Tabla 1. Insecticidas larvicidas utilizados en el control de mosquitos y concentraciones de uso recomendadas (Fuente: OMS). **CE**: Concentrado emulsionable; **GR**: Gránulos; **DT**: Tableta para aplicación directa; **PM**: Polvo mojable; **Aq**: Acuoso; **SC**: Suspensión concentrada.

Insecticida larvicida	Formulado	Concentración (g/Ha)
Organofosforados		
Clorpirifos	CE	11-25
Metil pirimifos	CE	50-500
Temefos	CE, GR	56-112
Reguladores de crecimiento de insectos		
Diflubenzuron	DT, GR, PM	10-100
Rs-metoprene	Briquetas, CE	100-1000 40-100
Novaluron	CE	10
Pyriproxyfen	GR	10-50
Biopesticidas		
Bti	GR, Aq	De acuerdo con la formulación usada
Spinosad	DT, GR, SC	20-500
Piretroides		
Permetrina	CE	5-10
Etofenprox	CE	20-50

Control de adultos

El rociado espacial de insecticidas en forma de microgotas es la metodología más utilizada para controlar al mosquito adulto. Este tipo de rociado, denominado Ultra Bajo Volumen o ULV (del inglés *Ultra Low Volume*), se aplica desde un equipo portátil (tipo motomochila), o desde un equipo pesado montado en un vehículo. La eficacia del rociado ULV depende de un gran número de factores como el tamaño de gota (entre 15-20 µm), la velocidad del vehículo cuando se utiliza equipo pesado, la dirección del viento, el solvente utilizado, etc. Es recomendable que su aplicación sea realizada durante el pico de actividad del vector. Además se debe contar con la colaboración de la comunidad la cual debe mantener abiertas las puertas y ventanas de las viviendas cuando se realice el rociado, para aumentar la penetración del insecticida en las mismas. Debido a que los adultos de *Ae. aegypti* reposan en el interior de las viviendas, los tratamientos en interiores utilizando máquinas portátiles son particularmente eficaces y son la única opción cuando el acceso con vehículo no es posible. En Argentina se han utilizado para el rociado ULV, el organofosforado fenitrotión, los piretroides permetrina y deltametrina y más recientemente el isomero *cis* de la permetrina (Masuh *et al*., 2000). En el Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (CIPEIN) se ha desarrollado un nuevo formulado para rociado espacial conteniendo un adulticida como la permetrina y un larvicida del grupo de los IGR, el pyriproxyfen. Este ensayo, realizado en la ciudad de Puerto Libertad, Misiones, ha mostrado excelentes resultados sobre los adultos y larvas de este vector (Lucia *et al*., 2009). Como otra herramienta de control, diferente de las formulaciones líquidas, también se han realizado ensayos con un pote fumígeno conteniendo beta-cipermetrina al 5 % en la ciudad de Colonia Delicia, Misiones, encontrando una excelente penetración del insecticida y muy buena eficacia sobre los adultos en el interior de las viviendas (Masuh *et al*., 2003).

Las intervenciones de control de los mosquitos vectores de malaria más utilizadas son el rociado residual de formulados de piretroides en el interior de la viviendas. En general se usan los mismos activos y formulaciones que para el control de vectores de Chagas.

Los mosquiteros impregnados con insecticidas piretroides, especialmente la permetrina, han dado buenos resultados, principalmente en África. Actualmente los mosquiteros son productos comerciales cuyas fibras tienen el activo incorporado a una matriz polimérica y liberan al piretroide en forma controlada. En Argentina no se han utilizado. Los tratamientos espaciales, como los descriptos para los mosquitos vectores del dengue, no son usuales para el control de *Anopheles*.

En la Tabla 2 se informan los insecticidas adulticidas para el control espacial de mosquitos que la OMS informa en distintos documentos (Zerba, 2015).

Tabla 2. Insecticidas adulticidas más usados para el control espacial de mosquitos (Fuente: OMS).

Insecticida aduticida	Familia química del activo	Concentración de uso	
		Niebla caliente	Niebla fría
Fenitrotion	Organofosforado	270-300	250-300
Malation	Organofosforado	500-600	112-693
Pirimifos-metilo	Organofosforado	180-200	230-330
Ciflutrina	Piretroide	2	1-2
Deltametrina	Piretroide	Sin datos	0,5-1,0
Lambda-cihalotrina	Piretroide	1	1
Permetrina	Piretroide	5	5-10
Cis-Permetrina (“permetrina high.cis”)*	Piretroide	7	7
Resmetrina	Piretroide	Sin datos	2.4

*Sin datos en documentos de OMS, producto desarrollado en Argentina, información Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (CIPEIN).

Nuevas tendencias en el control de mosquitos en Argentina

Estudios realizados en el CIPEIN sobre estabilidad térmica de piretroides (Gonzalez Audino *et al*., 1999) y que llevaron al desarrollo del pote fumígeno insecticida para el control del *Triatoma infestans* (Zerba, 1995), permitieron evaluar su efectividad para el control de *Ae. aegypti*. La evaluación de campo se realizó en la localidad de Colonia Delicia (Misiones), con resultados promisorios para controlar mosquitos adultos en el interior de la vivienda (Masuh *et al*., 2003).

Como el temefós fue y es el larvicida más utilizado en Argentina en áreas de riesgo de transmisión, el CIPEIN comenzó a realizar un monitoreo de la susceptibilidad al temefós en ciudades en donde los tratamientos habían sido más intensivos. Se encontró una resistencia incipiente con Grado de Resistencia (RR) = 3 en las localidades de Clorinda (Formosa), Puerto Iguazú (Misiones) y de 2,4 en Ledesma (Jujuy) (Seccacini *et al*., 2008b). Se define el Grado de Resistencia como la relación entre las CL_{50} de la cepa de campo y la susceptible.

La detección de una resistencia incipiente en diversas localidades de Argentina, llevó al CIPEIN a evaluar insecticidas alternativos y con diferente modo de acción, como son los IGR, grupo de insecticidas relativamente novedosos entre los cuales se encuentra el metoprene, el diflubenzuron (DFB), el novalurón y el pyriproxyfen. Se estudió la efectividad biológica del DFB y del pyriproxyfen como una alternativa para el control de larvas de *Ae. aegypti* (Seccacini *et al*., 2008a) ya que la OMS acepta el uso de estos insecticidas para tratamiento de agua potable (WHO, 2003a; 2006). La eficacia sobre las larvas de estas formulaciones conteniendo IGRs se evalúa como el porcentaje de inhibición de la emergencia de adultos (% IE) calculado como se describe a continuación y ajustado por la mortalidad de las larvas o pupas en los controles de acuerdo a lo descrito por Mulla (1974).

$$IE (\%) = 100 - 100 (T/C)$$

donde T es el porcentaje de adultos emergidos en los recipientes tratados y C es el porcentaje de adultos emergidos en los recipientes control. El (%) IE puede tomar valores entre 0 y 100, correspondiendo el valor de 100 % a una inhibición total, y el de 0 % a ausencia de inhibición.

Se obtuvieron valores de mortalidad de larvas medidas como inhibición de emergencia de adultos 50 % (IE_{50}) de 0,048 (0,020 - 0,145); 1,59 (1,11 - 2,11) y 3,60 (3,30 - 3,80) expresado en partes por billón de ingrediente activo (ppb ó µg/L) para el pyriproxyfen, DFB y temefós respectivamente. Para una formulación CE 10 % se obtuvo 0,01 (0,005 - 0,019) ppb para el pyiriproxyfen y 0,02 (0,001 - 0,04) para el DFB. El DFB absorbido sobre arena, en forma similar al comercial de temefós gránulos en arena al 1 %, produjo mortalidades del 100 % en concentraciones de 1 y 0,2 ppm. La formulación de DFB en arena al 1 % mantuvo una residualidad de cuatro meses. Un tratamiento focal realizado en Villa Libertad (Misiones) con una formulación 0,2 % de DFB en arena dio resultados similares que la formulación de temefós al 1 % (ABATE®) (Secaccini *et al*., 2008a).

Estudios en el CIPEIN sobre la separación de isómeros de piretroides dieron como resultado un método para la separación de los isómeros *cis* y *trans* de la permetrina (Masuh, 1998; Zerba *et al*., 1997; Zerba *et al*., 2006) y su formulación como un concentrado emulsionable CE (Zerba *et al*., 2000). La formulación *cis*-permetrina CE al 10 % (DEPE®) si bien fue desarrollada para el control del *Triatoma infestans* (Klug, 1834), está establecida en Argentina para

tratamientos espaciales ULV para el control del mosquito adulto (Alzogaray *et al*., 1998; Masuh *et al*., 2000).

Dada las dificultades encontradas para la realización casa por casa de los tratamientos focales con larvicidas, se evaluó en el CIPEIN, la incorporación de un larvicida como el pyriproxyfen al formulado de *cis*-permetrina CE 10 %. El formulado resultante adulticida-larvicida fue 15 % en *cis*-permetrina y 3 % en pyriproxyfen. Una evaluación de efectividad de este formulado sobre larvas y adultos de *Ae. aegypti*, realizada de acuerdo con la metodología para tratamientos ULV en cámara de volteo tipo Peet Grady de 0,34 m^2 (Seccacini *et al*., 2008a), produjo 100 % mortalidad de adultos y larvas. Un formulado experimental conteniendo estos insecticidas fue evaluado en campo en la localidad de Wanda (Misiones). Una zona fue tratada con un formulado comercial conteniendo permetrina 15 % y en la otra se aplicó el nuevo formulado adulticida-larvicida. Se colocaron jaulas centinela con adultos y potes con agua conteniendo larvas III/IV de *Ae. aegypti* para evaluar la efectividad del tratamiento a campo. Se obtuvo una mortalidad de larvas medida como inhibición de emergencia de adultos del 90 % en el área tratada con la mezcla adulticida-larvicida y del 5 % en el área tratada con el formulado de permetrina. La mortalidad de adultos fue similar en ambas zonas. El descenso del índice de Breteau (IB: número de recipientes positivos por cada 100 viviendas inspeccionadas) fue mucho mayor en la zona tratada con la mezcla adulticida-larvicida que en la zona tratada con permetrina. Recipientes de 20 L conteniendo agua colocados en intemperie en las zonas tratadas mostraron una residualidad de aproximadamente un mes con un 70 % de mortalidad de larvas para la zona tratada con la mezcla adulticida-larvicida (Lucia *et al*., 2009).

Los conocimientos previos y las metodologías establecidas (Gonzalez Audino *et al.*, 1999) para evaluar la estabilidad térmica de piretroides, permitieron estudiar la estabilidad térmica del pyriproxyfen y evaluar la efectividad del mismo liberado en humos. El pyriproxyfen es estable al calor con una recuperación mayor del 90 % en humos. La recuperación de la permetrina en humos fue del 50 % (Harburguer *et al*., 2009). Con la metodología utilizada para el pote fumígeno insecticida se preparó una pastilla fumígena conteniendo permetrina + pyriproxyfen en relación 5:1. La efectividad biológica de los activos liberados en humos fue evaluada a partir de una pastilla de 300 mg en una cámara Peet Grady de 0,34 m^2 sobre adultos y larvas de *Ae. aegypti*. Se evaluaron distintas dosis de pyriproxyfen y distintos tiempos de exposición. Cuando se tratan larvas tercer estadio tardías o cuarto tempranas de *Ae. aegypti* se obtiene un 100 % de inhibición de emergencia de adultos a 30 min de exposición a todas las dosis evaluadas, mientras que a 5 min la inhibición de emergencia de adultos era dosis dependiente. El efecto del pyriproxyfen se debía al contacto directo con los humos más que al ingreso del insecticida por inhalación. La mortalidad ocurría principalmente en el estado de pupas. La efectividad de la permetrina sola y de la mezcla con pyriproxyfen fue evaluada midiendo tiempos de volteo de adultos a diferentes dosis y calculando el valor para el 50 % de la población (TV_{50}) no encontrándose diferencias significativas para ambos activos liberados en los humos (TV_{50} = 19,87 min para la permetrina y TV_{50} = 19,36 min para la mezcla (Harburguer *et al*., 2009).

Dada la excelente efectividad adulticida-larvicida de esta mezcla de activos liberados en humos se preparó en escala piloto una pastilla fumígena de 50 g conteniendo la mezcla de permetrina 10 % y pyriproxyfen 2 % y se realizó una evaluación a campo en la localidad de Villa Libertad (Misiones). Se seleccionaron cuatro zonas de aproximadamente 200 casas cada una. En dos de ellas se aplicaron dos pastillas fumígenas por casa, manteniendo puertas y ventanas cerradas durante 50 min. En una de ellas las pastillas fueron aplicadas por personal del Servicio Nacional de Control de Vectores (Ministerio de Salud de la Nación Argentina) y en la otra las aplicó la propia comunidad. Previamente se había realizado una encuesta en 45/200 casas tomadas al azar para identificar la percepción y conocimientos de los habitantes sobre el dengue, el mosquito vector y su control. Este estudio de campo se realizó en colaboración con sociólogos pertenecientes al Grupo de Estudio Impacto: Sociología y Economía Aplicada. Se realizó también un taller informativo para explicar los alcances de la evaluación y uso de la pastilla fumígena. Se realizó difusión por radio y televisión. Se solicitó a los habitantes que colocaran la pastilla fumígena que se les entregó en la misma semana que se trabajaba en las otras zonas. En la tercera zona el personal del Servicio Nacional de Control de Vectores (Ministerio de Salud de la Nación Argentina) aplicó las pastillas fumígenas en el interior de las viviendas y después de ventilar las mismas abriendo puertas y ventanas, se realizó un tratamiento espacial ULV con la nueva formulación CE de permetrina 15 % + pyriproxyfen 3 %, recorriendo las calles con una máquina pesada FOG XXI Minor Plus montada en vehículo de acuerdo con el protocolo establecido por OMS (WHO, 2003b). La cuarta zona se utilizó como control. Para evaluar la efectividad de las formulaciones se colocaron en el interior de las viviendas jaulas centinelas con adultos y potes con agua y larvas L3/L4. Se determinó el índice de adultos (IA) antes y

después de la intervención por captura de mosquitos adultos en el interior de la vivienda durante 10 min con una aspiradora de mano. Este índice disminuyó de 5 a 0 después del tratamiento en todas las áreas, subiendo luego lentamente hasta alcanzar los valores de la zona control recién a los 56 días post-tratamiento. Se obtuvo un 100 % de mortalidad de adultos expuestos en jaulas y alrededor del 90 % de mortalidad de larvas medida como inhibición de emergencia de adultos. No se obtuvieron diferencias entre el área tratada profesionalmente y el área tratada por la comunidad. El índice de Breteau cayó entre 40-50 en el área en donde se realizó el tratamiento combinado con pastilla fumígena en interiores y con la formulación adulticida-larvicida para ULV en exteriores. Una encuesta realizada por el grupo de sociólogos en el área tratada por la comunidad después de la intervención reveló que el 81 % de los moradores había realizado el tratamiento durante la semana que se le indicó. Les había parecido bastante sencillo y en general con muy buena aceptación por parte de la población en cuanto a la factibilidad de realizar ellos mismos el tratamiento. También se ha evidenciado que existe una mayor aceptación a participar activamente cuando se trata de métodos concretos para el control de los vectores, que a participar en actividades de difusión o capacitación. Los resultados obtenidos con la pastilla fumígena indican la facilidad y disponibilidad de la comunidad a aplicar una herramienta de control que, sumado a su muy buena efectividad como adulticida y como larvicida, abriría las puertas a una nueva estrategia de control del *Ae. aegypti* con participación de la comunidad. Estas acciones de tratamientos intradomiciliarios, realizados junto con la aplicación profesional del formulado líquido para ULV con efecto adulticida y larvicida en exteriores, podrían proveer de una nueva alternativa para el control integrado del *Ae. aegypti*. Este control integrado que implica necesariamente la realización de tareas de prevención como son la reducción de los sitios de cría y la educación de la población así como la vigilancia mediante el monitoreo de las poblaciones de mosquitos probablemente permita lograr en el futuro la interrupción de la transmisión del dengue (Licastro *et al*., 2010).

Para un control sustentable del vector, la OMS recomienda estrategias novedosas que incluyen la utilización de materiales tratados con insecticidas (ej. pyriproxyfen) como mallas, cortinas y ovitrampas letales o autocidas (Perich *et al*., 2003). El pyriproxyfen es un análogo de una hormona juvenil del mosquito que actúa (en muy bajas concentraciones) inhibiendo la emergencia de adultos. Presenta una excepcional efectividad sobre larvas de *Aedes* sp., bajo impacto ambiental y está recomendado por la OMS para el tratamiento de aguas de consumo (Masuh *et al.*, 2008). El CIPEIN está trabajando en el desarrollo de nuevas herramientas de control del mosquito vector del dengue para uso no profesional basado en el uso de las ovitrampas larvicidas que contienen al larvicida pyriproxyfen pero con el agregado de un atractante de oviposición, el heneicosano. La nueva ovitrampa letal (Harburguer *et al*., 2016), consiste en un recipiente plástico con el larvicida incorporado que lo transfiere en forma controlada al agua que contiene, con una eficacia larvicida residual mayor que un año. Otra variante es una paleta plástica que también contiene pyriproxyfen incorporado a la matriz y que puede colocarse en aquellos recipientes que puedan funcionar como potenciales criaderos de este mosquito vector y que no puedan ser eliminados. Son herramientas complementarias aptas para ser usadas por los integrantes de las comunidades en riesgo de transmisión vectorial de dengue en campañas sanitarias de prevención con participación comunitaria. Además, la incorporación de un atractante de oviposición, como el heneicosano, dirige al mosquito a la fuente de insecticida introduciendo un cambio en el paradigma de control de vectores intentando dirigir al vector a la fuente de insecticida en lugar de aplicar el insecticida sobre el ambiente esperando que tome contacto con el mosquito. Las ovitrampas letales y paletas conforman la base técnica de una potencial nueva estrategia de control del mosquito vector del dengue que redefine el rol de la comunidad y la metodología de aplicación de insecticidas. Introducen una innovación en la forma de liberar al larvicida (pyriproxyfen) que resulta en un incremento en la eficacia y reducción del riesgo ambiental, proveyendo herramientas a la comunidad para involucrarse en el control. No sólo se trata de herramientas innovadoras sino que al ser diseñadas para ser usadas por la comunidad por simpleza y seguridad, con bajo costo y “listas para usar”, plantean un cambio en la estrategia de las campañas de prevención del dengue. No sustituyen, ocupan nichos de uso vacantes.

Existen productos no profesionales para el mercado "domiciliario-sanitario", tales como aerosoles, espirales, etc., pero ninguno de ellos es apto para controlar eficiente e integralmente al mosquito vector del dengue, muchos de ellos son simple repelentes. Por tal razón no son utilizados en las campañas gubernamentales de control del *Ae. aegypti* y no existen programas comunitarios basados en estos productos comerciales.

Perspectivas futuras en el control de mosquitos vectores: desarrollo de nuevos insecticidas para uso sanitario

Como consecuencia de la publicación del libro Primavera Silenciosa en EEUU (*Silent Spring*, Rachel Carson, 1962), la opinión pública, inicialmente en EE.UU, tomó conciencia del impacto ambiental de los plaguicidas. Esta toma de conciencia fue un camino sin retorno y a partir de las décadas del 70 y 80 se endurecieron en todo el mundo las normas regulatorias para el registro de nuevos productos plaguicidas. Por esa razón, el número de nuevas moléculas insecticidas introducidas a partir de la década del 90 son muy pocas y los desarrollos de nuevas herramientas de control de insectos plaga de importancia sanitaria en general y vectores en particular han sido escasos. Basta con mencionar que el mercado de insecticidas para el control de vectores en general y mosquitos en particular está claramente dominado por moléculas de la familia de los piretroides, cuyos desarrollos más importantes corresponden a las décadas del 70 y 80. Frente a casos de resistencia a los piretroides la alternativa son los insecticidas organofosforados aun de mayor antigüedad.

¿Cuál es la causa de esta falta de respuestas tecnológicas modernas en el desarrollo de herramientas de control de insectos vectores? La respuesta pasa por el interés de las grandes empresas internacionales que tienen la capacidad de desarrollar nuevas moléculas insecticidas, el cual está puesto en el mercado de las plagas agropecuarias, de mucho mayor volumen que el de las plagas sanitarias.

Las principales causas que plantean las grandes empresas para justificar la falta de desarrollo de sus productos nuevos en el mercado de insecticidas sanitarios son las siguientes:

1. El mercado de insecticidas sanitarios en mucho más pequeño que el agrícola y por lo tanto de menor interés.
2. El riesgo toxicológico de los productos para el control de plagas sanitarias es más grande que el de los destinados al agro, ya que la exposición humana es mayor debido a que los tratamientos son intradomiciliarios.
3. En muchos casos los insecticidas para el control de vectores son comprados directamente por gobiernos de países del tercer mundo, que pueden no ser cumplidores en sus pagos ni eficientes en la aplicación de los productos que compran.
4. Muchos países requieren un registro diferente para el uso sanitario de plaguicidas que el que se exige para usos agrícolas.

La decisión de que estrategias se deben usar para controlar los mosquitos vectores de enfermedades está mayoritariamente a cargo de los estados que sufren las endemias o epidemias, pero por falta de capacidades propias o por la globalización de la diseminación del conocimiento, se utilizan protocolos internacionales provenientes de la OMS. En estos protocolos las recomendaciones de los principios activos y sus formulaciones provienen de las grandes empresas que tienen la capacidad de investigación y desarrollo. Sus especialistas integran, con poder de decisión, los organismos técnicos de la OMS, donde la representación de países en vías de desarrollo es significativamente menor y no realizan aportes importantes a las recomendaciones sobre qué productos insecticidas conviene usar.

La muy escasa participación latinoamericana en las decisiones que toma la OMS sobre el control químico de mosquitos vectores, como asimismo la participación de África, está en relación inversa con la incidencia de enfermedades transmitidas por mosquitos vectores en ambas regiones.

América Latina y África poseen los índices más altos de transmisión vectorial de enfermedades tropicales, con los mayores porcentajes de población en riesgo por endemias y epidemias de enfermedades vectoriales transmitidas por mosquitos, particularmente malaria y dengue.

En Latinoamérica la mayoría de las investigaciones relativas al control de vectores se reducen a estudios operativos de campo donde se evalúan herramientas desarrolladas por las grandes compañías productoras de agroquímicos, que en general financian y supervisan los ensayos. Estos estudios tienen como objetivo central el registro de productos y su introducción comercial para uso sanitario en el país donde se hacen.

Como se mencionara anteriormente, Argentina es una excepción ya que actualmente tiene en uso en campañas de control de insectos vectores productos insecticidas innovadores investigados, desarrollados y producidos localmente (Licastro *et al*., 2010).

Finalmente y como conclusión, es posible afirmar que esta poca capacidad para plantear estrategias propias de control de vectores e innovar y producir localmente herramientas de control de mosquitos que tiene Latinoamérica, suele encarecer las campañas gubernamentales y producir fallas de control. Revertir esta situación de la lucha antivectorial sería un aporte al mejoramiento de la calidad de vida en la región. Reduciría los problemas de salud pública vinculados a enfermedades transmitidas por mosquitos y permitiría incrementar las posibilidades científicas y tecnológicas de los grupos de investigación y las empresas locales, con positivas consecuencias económicas e intelectuales.

Bibliografía

1. Alzogaray R, Picollo MI, Zerba E. 1998. Independent and joint action of *cis* and trans Permethrin on *Triatoma infestans*. Arch Insect Biochem Physiol. 37: 225-230.

2. Belinato TA, Martins AJ, Pereira Lima JB, Nunes de Lima-Camara T, Afrânio Peixoto A, Valle D. 2009. Effect of the chitin synthesis inhibitor triflumuron on the development, viability and reproduction of *Aedes aegypti*. Mem Inst Oswaldo Cruz. 104: 43-47.

3. Coordinación Nacional de Control de Vectores. 2010. Plan estratégico de eliminación de la transmisión autóctona de paludismo en la República Argentina. Informe Técnico. República Argentina.

4. Dell Chism B, Apperson CS. 2003. Horizontal transfer of the insect growth regulator pyriproxyfen to larval microcosms by gravid *Aedes albopictus* and *Ochlerotatus triseriatus* mosquitoes in the laboratory. Med Vet Entomol. 17: 211-220.

5. Domínguez C, Ludueña Almeida FF, Almirón WR. 2000. Dinámica poblacional de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en Córdoba Capital. Rev Soc Entomol Argent. 59: 41-50.

6. Fournet F, Sannier C, Monteny N. 1993. Effects of the insect growth regulators OMS 2017 and diflubenzuron on the reproductive potencial of *Aedes aegypti*. J Am Mosq Control Assoc. 9: 426-430.

7. Gonzalez Audino P, Licastro SA, Zerba E. 1999. Thermal behaviour and biological activity of pyrethroids in smoke-generating formulations. Pest Sci. 55: 1187-1193.

8. Gubler DJ. 1988. Dengue and dengue hemorrhagic fever. Clin Microbiol Rev. 11: 480.

9. Harburguer L, Beltrán G, Goldberg L, Goldberg L, Zerba E, Licastro S, Masuh H. 2009. A new strategy for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) control with community participation. J Med Entomol. 48: 577-583.

10. Harburguer L, Licastro S, Masuh H, Zerba E. 2016. Biological and Chemical Characterization of a New Larvicide Ovitrap Made of Plastic With Pyriproxyfen Incorporated for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) Control. J Med Entomol. tjw022.

11. Harburguer L, Zerba E, Licastro S. 2014. Sublethal effect of pyriproxyfen released from a fumigant formulation on fecundity, fertility, and ovicidal action in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 51. 436-443.

12. Hoffmann KH, Lorenz MW. 1998. Recent advances in hormones in insect pest control. Phytoparasitica. 26: 323-330.

13. Isturiz RE, Gubler DJ, Brea del Castillo J. 2000. Dengue and dengue hemorrhagic fever in Latin America and the Caribbean. Infect Dis Clinics North Am. 14: 121-140.

14. Licastro S, Masuh H, Seccacini E, Harburguer L, Lucia A, Zerba E. 2010. Innovación en herramientas de control del mosquito *Aedes aegypti*, transmisor del dengue en Argentina - Ciencia e Investigación. 60: 49-57.

15. Lucia A, Harburguer L, Licastro S, Zerba E, Masuh H. 2009. Efficacy of a new combined larvicidal-adulticidal ultra-low volume formulation against *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae), vector of dengue. Parasitol Res. 104: 1101-1107.

16. Masuh H, Arnstein de Licastro S, Lopez PA, Vega C, Zerba E. 2003. Field evaluation of a smoke generating formulation containing beta cypermethrin against the dengue vector in Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 19: 53-57.

17. Masuh H, Seccacini E, Licastro S, Zerba E. 2000. A new aqueous concentrate suspension of *cis*-permethrin and its insecticidal activity. Pest Sci. 56: 1-4.

18. Masuh H, Seccacini E, Zerba E, Licastro S. 2008. Monitoring of populations to improve control strategies in Argentina. Parasitol Res. 23: 167-170.

19. Masuh H. 1998. Síntesis estereoespecífica, separación y actividad insecticida de compuestos piretroides. Tesis doctoral FCEyN (UBA).

20. Mulla MS. 1974. Laboratory and field evaluation of insect growth regulators against mosquitoes. Proc Papers Calif Mosq Contr Assoc. 42: 175-176.

21. Perich M, Kardec A, Braga I, Portal I, Burge R, Zeichner B, Brogdon W, Wirtz R. 2003. Field evaluation of a Lethal ovitrap against dengue vectors in Brazil. Med Vet Entomol. 17: 205-210.

22. Reiter P, Nathan MB. 2001. Guías para la evaluación de la eficacia del rociado espacial de insecticidas para el control del vector del dengue *Aedes aegypti*. WHO/CDS/CPE/PVC/2001.1

23. Seccacini E, Lucia A, Harburguer L, Zerba E, Licastro S, Masuh H. 2008a. Effectiveness of pyriproxyfen and diflubenzuron formulations as larvicides against *Aedes aegypti*. J Am Mosq Control Assoc. 24: 398-403.

24. Seccacini E, Lucia A, Zerba E, Licastro S, Masuh H. 2008b. *Aedes aegypti* (L.) resistance to temephos in Argentina. J Am Mosq Control Assoc. 24: 608-9.

25. WHO (World Health Organization). 2008. Guidelines drinking water quality. Incorporating 1st and 2nd addenda, Vol. 1, Recommendations. Third Edition.

26. WHO (World Health Organization). 2003a. Pyriproxyfen in drinking water. Background document for preparation of WHO Guidelines for Drinking-water Quality. Geneva (WHO/SDE/WSH/03-04/113) Switzerland.

27. WHO (World Health Organization). 2003b. Pulverización de insecticidas en el aire para la lucha contra los vectores y las plagas de Salud Pública. Geneve (WHO/CDS/WHOPES/GCDPP/2003.5) Switzerland.

28. WHO (World Health Organization). 2006. Pesticides and their application: for the control of vectors and pests of public health importance. 6th ed, Geneva: World Health Organization.

29. Zerba E, Licastro S, Masuh H. 2000. Un concentrado emulsionable insecticida, procedimiento para su preparación, composición insecticida, uso y método de control, patente presentada bajo el Nº 000104975.

30. Zerba E, Licastro S, Masuh H. 1997. "Síntesis estereoselectiva de isómeros trans de esters acidos 3-vinil, 2,2-dimetil ciclopropanecarboxílicos", patente presentada bajo Nº P97 01 04482.

31. Zerba E, Licastro S, Masuh H. 2006. Método de aislamiento del insecticida permetrina enriquecido en isómero *cis*", patente aprobada bajo el Nº AR 004978B1.

32. Zerba EN. 1995. Fumigant canisters and other novel insecticide delivery systems for public health. Public Health Magazine (Bayer). 12: 62-71.

33. Zerba EN. 2015. Insectos Vectores de Enfermedades Humanas y su Control. En: Manual de control de Plagas Urbanas y Domisanitarios, eds. CPIA Consejo Profesional de Ingeniería Agronómica. Ciudad Autónoma de Buenos Aires. pp. 93-103.

Virus como agentes de control biológico de poblaciones de mosquitos

Mariano N. **Belaich**[1]
Juan D. **Claus**[2]

[1]Laboratorio de Ingeniería Genética y Biología Celular y Molecular (LIGBCM), Área Virosis de Insectos (AVI), Departamento Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Quilmes y CONICET. Quilmes, Buenos Aires.
[2]Laboratorio de Virología, Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe, Santa Fe.

mbelaich@unq.edu.ar
jclaus@fbcb.unl.edu.ar

Todos los organismos que habitan este planeta poseen enemigos naturales que los parasitan, y ocasionalmente, provocan su muerte. Entre ellos encontramos a los virus, entidades curiosas dispersas por todo el globo y sólo visibles utilizando los instrumentos más sofisticados, muchas veces peligrosas, pero en otras tantas, la base de soluciones tecnológicas para la humanidad.

Los virus: ubicación y rol en la biosfera

La evidencia acumulada en base a la constitución molecular de la materia viva sugiere fuertemente que todos los seres vivos descienden de una población ancestral de células, las cuales surgieron en los mares primigenios hace más de 4.000 millones de años una vez que se dio la interdependencia entre los ácidos nucleicos y las proteínas. Como hoy sabemos, todos los organismos almacenan la información en moléculas de DNA, la cual fluye transformándose en fenotipo (RNA y proteínas) atravesando tres mecanismos centrales que definen a la vida: la transcripción, la traducción y la replicación. Utilizando dichos procesos, las células transforman la energía y también la acumulan, empleándola para sostenerse, dialogar con el entorno, y perpetuarse con posibilidad de cambios generando así su descendencia.

Plantas, hongos, animales vertebrados e invertebrados, algas, amebas o ciliados, todos los seres vivos comparten un diseño básico: contener un genoma que actúa como sistema operativo, el cual está conformado por numerosos circuitos informativos con la potencialidad de expresar el conjunto de funciones que construyen, mantienen y sostienen a esa materia viva. Pero también, los seres vivos tienen como característica común su rol de ser hospedadores para un tipo particular de parásitos, los virus. Estas entidades están conformadas por el mismo tipo de moléculas que construyen la vida, aunque la naturaleza química de su genoma incluye al RNA tanto simple como doble cadena. También, existen virus con genomas de DNA simple cadena. Lo interesante de estas moléculas es que si bien contienen información almacenada, ésta por sí sola no es suficiente para permitir a los virus sostenerse o perpetuarse, y por ello, requieren apropiarse de actividades centrales expresadas en los organismos.

Estas razones hacen que los virus sean considerados parásitos obligados de los seres vivos, prevaleciendo en la naturaleza gracias a procesos evolutivos dónde los hospedadores presentan un rol central (Moreira y López-García, 2009). Así, la virosfera coexiste con la biosfera, ya que encontraremos virus en todo lugar del planeta donde haya vida. Junto a plásmidos y transposones, estas entidades también son reconocidas como miembros del moviloma, espacio contenedor de todos los ácidos nucleicos con capacidad de transferencia horizontal génica, los cuales posibilitan un diálogo molecular entre los genomas de las distintas especies de organismos (Siefert, 2009). De hecho, muchos seres vivos presentan relictos de virus en sus genomas revelando eventos de integración sucedidos hace milenios producto de ciclos infectivos incompletos. Estos elementos virales endógenos (EEV), que existen incluso en nuestra especie, fueron domesticados funcionalmente en algunos organismos. Sobresalen como ejemplos paradigmáticos el caso de polidnavirus insertados en el genoma de algunas avispas, los cuales son necesarios para la sobrevida y desarrollo de los huevos cuando estos son depositados dentro de las larvas de los insectos que parasitan, y ciertos retrovirus que han sido importantes en la evolución de la placenta en los mamíferos (Roossinck, 2011).

El ciclo de infección

En la naturaleza, el ciclo de multiplicación viral podría reducirse a: una etapa que involucra el reconocimiento específico del hospedador; el posterior ingreso del material genómico viral a la célula susceptible; la transcripción y traducción de factores virales; la replicación del genoma viral; y finalmente

el ensamblado y la salida de la célula. Estas etapas presentan matices entre los distintos virus, y la consecuencia sobre la célula hospedadora puede ser variada, incluyendo la posibilidad de su muerte. Lo mismo vale para el organismo hospedador, que puede sobrevivir a la infección viral, o por el contrario, terminar con su vida.

En forma básica, un ciclo de infección incluiría entonces la suma de todos los procesos involucrados para que una partícula viral genere progenie viable. Y como se mencionó, para ello se requiere de células. Dado que no puede haber virus en ausencia de sus hospedadores, estos también reciben el nombre de reservorio natural, porque forman parte obligada para su mantenimiento. Es oportuno destacar que muchos virus pueden circular por diferentes especies de organismos evidenciando una mayor promiscuidad y adaptabilidad de sus mecanismos, y en consecuencia, su evolución se ve condicionada por y para diferentes materias vivas. Incluso, algunos virus circulan por especies de hospedadores distantes evolutivamente, tales como invertebrados y mamíferos.

Diversidad viral y clasificación

Si suponemos que cada especie de organismo posee al menos un tipo de virus que lo infecta, el número de variantes virales sería mayor que la biodiversidad de seres vivos. Y si bien es aceptado que todos los virus que hoy circulan por el planeta no tendrían un ancestro compartido, sí es posible definir linajes. Para tales tareas, y con el fin de establecer orden dentro de la virosfera, el Instituto Internacional de Taxonomía de Virus (ICTV por sus siglas en inglés) se esfuerza en definir la especie, género y familia viral a la que pertenece cada aislamiento, siempre a propuesta de los investigadores que los descubren y caracterizan, y en base a los criterios vigentes que se proponen como puntos centrales para los agrupamientos. Como grandes conjuntos, el ICTV divide a estos patógenos en cuatro grandes fracciones de acuerdo al tipo de hospedadores donde circulan: virus de hongos y protistas (incluyendo nueve subgrupos); virus de plantas (con 20 subgrupos); virus de bacterias y arqueas (conteniendo cuatro subgrupos); y virus de animales vertebrados e invertebrados (incluyendo 40 subgrupos). También, el ICTV clasifica a los virus en Órdenes, Familias, Subfamilias, Géneros y Especies, valiéndose para ello de los hospedadores donde circulan, de sus características morfológicas, del tipo de ácido nucleico que actúa como genoma, de las secuencias particulares que allí se encuentran, y del ciclo de infección en la naturaleza, entre otros criterios.

Es claro también que los procesos de evolución de cada grupo filogenético son diferentes. Mientras que los virus con genomas grandes de DNA doble cadena presentan patrones de evolución similares a los organismos (con fuerte influencia de las mutaciones estructurales que incluyen deleciones, inserciones, translocaciones o inversiones), en otras entidades, como las poseedoras de genomas de RNA, tienen alto impacto las mutaciones puntuales. De cualquier modo, los virus suelen presentar tasas de cambio mayores que la de los organismos donde circulan, surgiendo nuevas variantes exitosas con alta frecuencia.

Los virus como herramientas biotecnológicas: aplicaciones en el control de plagas

En general, los virus siempre han sido asociados a enfermedades, tal vez por su clara naturaleza parasitaria. Sin embargo, el ser humano ha podido encontrar en ellos una materia útil para el desarrollo de tecnologías. El sólo hecho de pensar que estas entidades afectan o incluso matan a sus hospedadores, y que muchos de esos seres vivos donde circulan son enemigos de nuestra especie, transforma a los virus en interesantes principios activos para la formulación de biocidas. Por ejemplo, existen numerosas bacterias que nos afectan cuando colonizan nuestros cuerpos, y que son difíciles de erradicar dada la alta tolerancia a los compuestos químicos utilizados como antibióticos. Considerando que existen descriptos numerosos virus que parasitan bacterias (conocidos con el nombre de fagos), muchos investigadores los han propuesto como estrategias bactericidas. Lo mismo ocurre con las plagas de invertebrados en nuestros cultivos. La búsqueda de virus específicos que ayuden a controlar las poblaciones de esos organismos dañinos para nuestra producción de alimentos se ha transformado en un camino transitado por numerosos científicos. Así es como desde hace años los baculovirus se emplean como bioinsecticidas, principalmente para el control de lepidópteros e himenópteros plaga (Haase *et al.*, 2015).

De este modo, una de las aplicaciones centrales de los virus es utilizarlos como principios activos de formulaciones en el control de plagas agrícolas y urbanas. Pero esta aproximación está sujeta al cumplimiento de una serie de condiciones y requisi-

tos, cuya satisfacción está dirigida a garantizar la eficacia, la efectividad y la seguridad de su uso. Así, debemos destacar que:

- en primer lugar, es condición *sine qua non* que un virus con potencial para ser utilizado como un agente de control debe tener una elevada capacidad de infección del insecto blanco;
- la infección debe desencadenar un proceso patogénico que conduzca al establecimiento de una patología letal, cuya consecuencia sea una rápida reducción de la población del insecto blanco;
- alternativamente, un agente de menor virulencia, pero capaz de persistir en el insecto y alterar su fisiología, puede resultar útil si su introducción conduce a una reducción sostenida de la pobla-ción blanco, manteniéndola por debajo del umbral de daño económico o sanitario;
- el agente viral debe poseer una elevada capacidad de resistencia a la inactivación por factores ambientales, inclusive persistiendo, sin menoscabo de su potencial infectivo, durante períodos prolongados de tiempo;
- en relación a la seguridad de su aplicación, el virus debe tener un rango de hospedador limitado, pudiendo resultar necesario que esté limitado a una única especie blanco;
- preferentemente, no debe estar emparentado filogenéticamente con otros virus capaces de infectar y replicarse en mamíferos;
- su genoma debe caracterizarse por su estabilidad, y además no debe integrarse al genoma del hospedador, total o parcialmente, ni debe recombinarse con los genomas de otros virus u otros organismos; y por último,
- se debe disponer de procesos de producción tecnológica y económicamente factibles que permitan asegurar el abastecimiento del agente viral a costos que resulten competitivos con otras alternativas de control, y en la escala que resulte necesaria.

Difícilmente un agente viral pueda cumplir satisfactoriamente con todas estas condiciones, pero aun así existen antecedentes de utilización exitosa de virus entomopatógenos sobre plagas de insectos lepidópteros en agricultura, como la aplicación del nucleopoliedrovirus de *Anticarsia gemmatalis* (AgMNPV) para el control de la oruga de las leguminosas en cultivos de soja, del granulovirus de *Cydia pomonella* (CpGV) para el control de carpocapsa en manzanos, y del nucleopoliedrovirus de *Helicoverpa armigera* (HearNPV) para el control del gusano de algodón, entre otros ejemplos (Haase *et al*., 2015; Rohrmann, 2013).

Estos antecedentes muestran que estrategias similares podrían utilizarse para atacar invertebrados que comparten nuestro hábitat, y que a su vez son vectores de enfermedades para el ser humano, como los mosquitos.

El viroma asociado a mosquitos

Si bien no hay aún ejemplos concretos de aplicación de virus entomopatógenos para el control de mosquitos vectores de agentes infecciosos de importancia sanitaria, los cuales hayan podido superar las instancias preliminares de evaluación de factibilidad técnica y/o económica, existen descripciones de una variedad de virus que infectan y replican en ellos, e incluso algunos reúnen características que los hacen potenciales candidatos para el desarrollo de nuevas herramientas de control.

En vista de lo anterior, la caracterización de la colección de especies virales que circulan en mosquitos (viroma asociado) surge como un atractivo espacio de trabajo científico-tecnológico. Esto no solo para identificar potenciales estrategias que busquen afectar la salud de dichos organismos y así controlar su dimensión poblacional, sino también para caracterizar cuáles virus que multiplican en ellos también lo pueden hacer en vertebrados, siendo éstos los potencialmente peligrosos para el ser humano. Tales entidades se denominan arbovirus, derivado del inglés *arthropod-borne-viruses*, constituyendo un gran grupo de patógenos que incluyen al virus del dengue, al de la fiebre amarilla y a otros que provocan encefalitis en distintos mamíferos. Por tales razones es interesante descubrir y describir virus que sean sólo específicos de mosquitos, carentes de la capacidad de circulación en otros organismos, para propender a su empleo como bioinsecticidas (Bolling *et al*., 2015).

Bajo las consideraciones anteriores, en la tabla 1 se describen algunos virus específicos de mosquitos con potencial aplicación para el control biológico, dado que no tendrían la capacidad de replicar en organismos vertebrados. En general, tales conclusiones derivan de evaluaciones experimentales que consisten en la exposición de células de mamíferos y roedores de laboratorio con dichas entidades, evaluando que no provoquen efectos citopáticos ni fisiológicos evidentes, y que el genoma viral no incremente su número de copias. Por otro lado y si bien no todos estos patógenos provocan la muerte del insecto infectado, o incluso muchas veces ni siquiera producen signos de patología, podrían de cualquier modo utilizarse para impedir que se multipliquen los arbovirus peligrosos para el ser humano, ya que se han observado efectos de incompatibilidad en la multiplicación de parásitos pertenecientes a distintas especies en un mismo hospedador.

Tabla 1. Virus de mosquitos que no afectan a los mamíferos.

Familia (genoma)	Género	Especie	Mosquito hospedador	Efecto en mosquitos	Referencia
Flaviviridae (1 RNAsc +)	*Flavivirus*	CFAV (*Cell fusion agent virus*)	*Aedes* spp. *Culex* spp.	Efectos citopáticos en cultivo celular (formación de sincicios) Aparentemente asintomáticos en mosquitos.	Cammisa - Parks *et al.* (1992)
		KRV (*Kamiti River virus*)	*Aedes* (*Neomelaniconion*) *macintoshi* Huang	Aparentemente asintomático en mosquitos.	Crabtree *et al.* (2003)
		CxFV (*Culex flavivirus*)	*Culex* spp.	Aparentemente asintomático en mosquitos.	Hoshino *et al.* (2007) Goenaga *et al.* (2014)
Birnaviridae (2 RNAdc)	*Entomobirna-virus*	CYV (*Culex Y virus*)	*Culex pipiens*	Efectos citopáticos en cultivo celular (aglutinación y estiramiento).	Marklewitz *et al.* (2012)
Rhabdoviridae (1 RNAsc -)	No asignado	CTRV (*Culex tritaeniorhyn-chus rhabdovirus*)	*Culex* spp.	Efectos citopáticos moderados en cultivo celular.	Kuwata *et al.* (2011)
Togaviridae (1 RNAsc +)	*Alphavirus*	EILV (*Eliat virus*)	*Culex* spp.	Efectos citopáticos en cultivo celular (encogimiento, fusión o citólisis con desprendimiento de la superficie).	Wang *et al.* (2012)
Tymoviridae (1 RNAsc +)	*Maculavirus*	CuTLV (*Culex Tymoviridae-like virus*)	*Culex* spp.	Efectos citopáticos en cultivo celular (encogimiento, fusión o citólisis con desprendimiento de la superficie).	Wang *et al.* (2012)
Reoviridae (9 RNAdc)	*Dinoverna-virus*	APRV (*Aedes pseudoscute llaris reovirus*)	*Aedes* (*Stegomyia*) *pseudoscutellaris* Theobald	Sin efectos citopáticos aparentes.	Attoui *et al.* (2005)
		FAKV (*Fako virus*)	Aparente rango de hospedador amplio en la naturaleza. *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus*	Efectos citopáticos en cultivo celular (formación de sincicios y pérdida de adhesión a sustrato).	Auguste *et al.* (2015)
(10 RNAdc)	*Cypovirus*	UsCPV (*Uranotaenia sapphi-rina cypovirus*)	*Uranotaenia sapphiri-na* (Osten Sacken) *Culex quinquefasciatus* *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* *Aedes* (*Protomaclea-ya*) *triseriatus* (Say) *Anopheles* (*Nyssor-hynchus*) *albimanus* Wiedemann	Poco sintomático en mosquitos.	Shapiro *et al.* (2005)
		AeDNV (*Aedes aegypti densovirus*)	*Aedes* spp. *Culex* spp. *Culiseta* spp.	Generalmente letal en larvas juveniles y virulento en adultos (dosis-dependiente).	Carlson *et al.* (2006)
Parvoviridae (1 DNAsc -/+)	*Brevidenso-virus*	AalDNV (*Aedes albopictus densovirus*)	*Aedes* spp.	Generalmente letal en larvas juveniles y virulento en adultos (dosis-dependiente).	Pham *et al.* (2013)
		AgDNV (*Anopheles gambiae densovirus*)	*Anopheles gambiae* Giles	Aparentemente asintomático en mosquitos. Replica prefe-rentemente en adultos.	Ren *et al.* (2014)

Familia (genoma)	Género	Especie	Mosquito hospedador	Efecto en mosquitos	Referencia
(1 DNAsc -/+)	*Densovirus*	CpDNV (*Culex pipiens densovirus*)	*Culex pipiens*	Causa mortalidad en larvas de diferentes estadios.	Baquerizo-Audiot *et al.* (2009)
Baculoviridae (1 DNAdc)	*Deltabaculovirus*	CuniNPV (*nucleopoliedrovirus de Culex nigripalpus*)	*Culex* spp.	Generalmente letal en larvas de diferentes estadios.	Andreadis *et al.* (2003)
Iridoviridae (1 DNAdc)	*Chloriridovirus*	IIV-3 (*Invertebrate iridescent virus type 3*)	*Aedes* spp. *Psorophora* (*Janthinosoma*) *ferox* *Culiseta annulata* (Schrank) *Culex* (*Neoculex*) *territans* Walker	Afecta en el estadio larval con enfermedad manifiesta y mayor tasa de muerte en el cuarto estadio.	Delhon *et al.* (2006)
		CpIV (*Culex pipiens iridiscent virus*)	*Culex pipiens*	Afecta en el estadio larval. Asociado con el nematode *Strelkovimermis spiculatus* (Poinar y Camino).	Muttis *et al.* (2012)

RNAsc (RNA simple cadena); RNAdc (RNA doble cadena); DNAsc (DNA simple cadena); DNAdc (DNA doble cadena). Se indica el número de segmentos y la polaridad para la traducción con los signos + y -.

Cabe aclarar que muchos de los virus anteriores fueron caracterizados como parásitos crípticos de líneas celulares derivadas de mosquitos, sugiriendo que provinieron de los insectos utilizados para su establecimiento. Sin embargo, algunos de ellos no han sido detectados aún circulando en la naturaleza.

Virus con potencial para el control de mosquitos

Entre todos los virus descriptos de mosquitos, los baculovirus y los brevidensovirus, principalmente, y los iridovirus y los reovirus del género *Cypovirus*, en menor medida, se encuentran entre los que tienen mayores aptitudes. A continuación se revisarán las características y propiedades de cada uno de ellos, enfatizando el tratamiento de aquellas cuestiones que resultan relevantes para su eventual aplicación en programas de control.

Baculovirus

Los baculovirus (familia *Baculoviridae*) poseen un conjunto de características que los colocan en una posición potencialmente relevante para el desarrollo de insecticidas, entre las que se deben destacar su especificidad por hospedadores invertebrados, elevada letalidad, estabilidad y persistencia ambiental. Además, su eficacia y seguridad han sido ya reiteradamente demostradas en el control de plagas de insectos lepidópteros en explotaciones agrícolas, hortícolas y forestales como antes se mencionó. Estos virus contienen un genoma de DNA doble cadena circular, cuyo tamaño varía entre 80 y 180 kpb, presente dentro de una nucleocápside de simetría helicoidal (Rohrmann, 2013). Una de las características diferenciales es que durante su ciclo de replicación producen dos clases de viriones, con nucleocápsides idénticas, pero que difieren en el origen y la estructura de sus envolturas: por un lado los viriones brotados (BVs por *Budded Viruses*), que la adquieren al brotar en la membrana citoplasmática; y por otro los viriones derivados de los cuerpos de oclusión (ODVs por *Occlusion Derived Viruses*), que la obtienen a partir de una membrana sintetizada de *novo* en el núcleo de las células infectadas (Fig. 1).

BACULOVIRUS

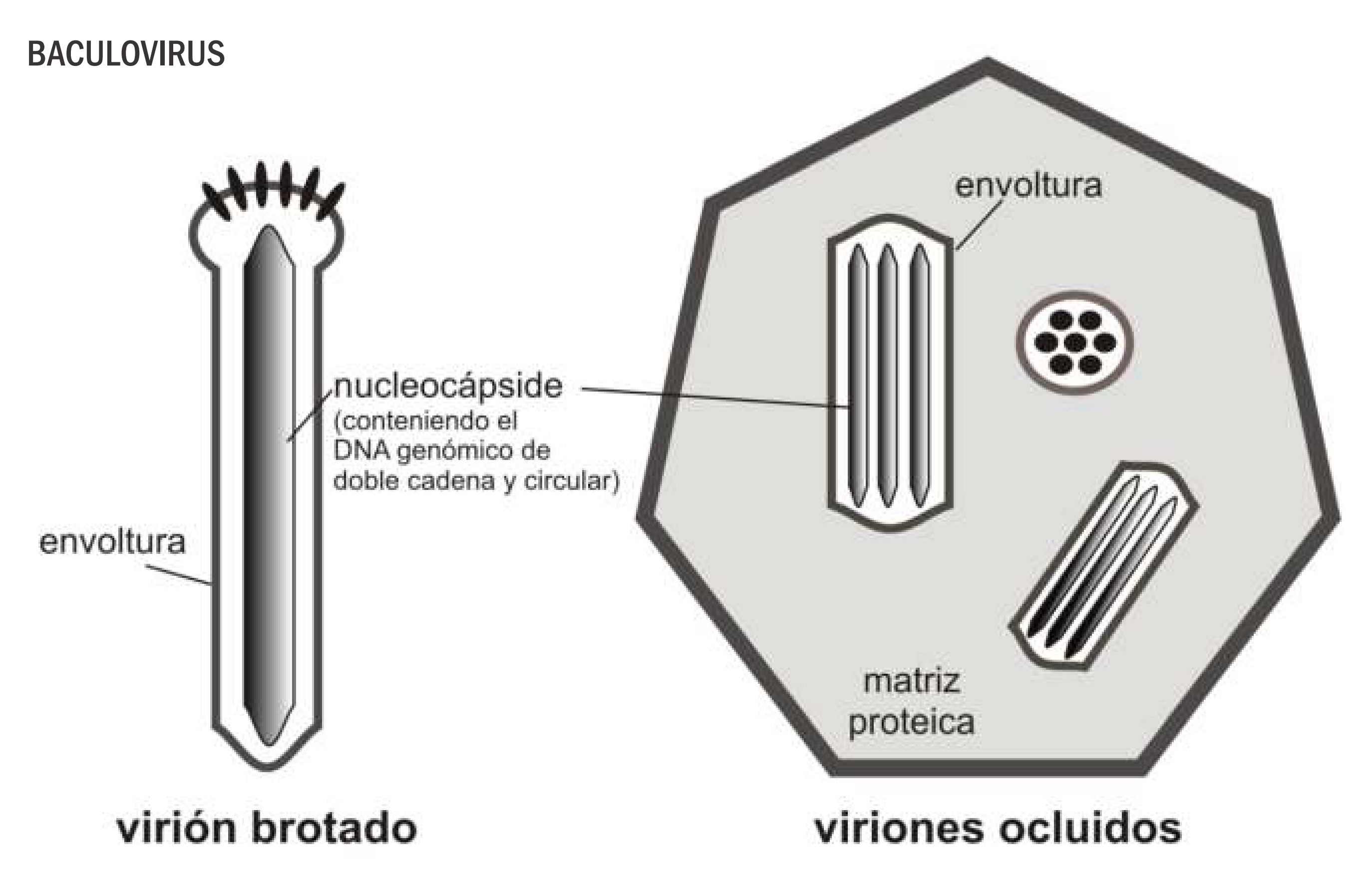


Figura 1. Representación de los fenotipos asociados a los viriones de los baculovirus del género *Deltabaculovirus*. Los viriones brotados y ocluidos no están en escala.

Además de presentar diferencias estructurales, los BVs y los ODVs cumplen distintas funciones. Mientras que los primeros transmiten la infección de célula a célula, los ODVs -viriones que son incluidos en estructuras proteicas cristalinas que les confieren resistencia a la inactivación ambiental, denominadas cuerpos de oclusión (OBs por *Occlusion Bodies*)- son responsables de la transmisión viral entre hospedadores en el ambiente. Actualmente, en la familia *Baculoviridae* se distinguen cuatro géneros: *Alpha-, Beta-, Gamma- y Deltabaculovirus* (Jehle *et al*., 2006). En particular, los baculovirus que infectan dípteros están incluidos en el género *Deltabaculovirus*, dentro del cual la taxonomía vigente reconoce como única especie al nucleopoliedrovirus de *Culex nigripalpus* (Goenaga *et al*, 2014) (CuniNPV) (ICTV, 2014). Sin embargo, se han descripto baculovirus en otras especies de mosquitos, incluidas en los géneros *Aedes* (Clark y Fukuda, 1971; Federici, 1980), *Anopheles* (Chapman, 1974), *Psorophora* (Chapman, 1974), *Uranotaenia* (Shapiro *et al*., 2004) y *Wyeomyia* (Hall y Fish, 1974).

Por ser el mejor caracterizado hasta el presente, este apartado se enfocará en la revisión de la información existente sobre CuniNPV. Su genoma, ya secuenciado, es de 108.252 pb y contiene 109 genes putativos (Afonso *et al*., 2001; Moser *et al*., 2001). Está incluido en una nucleocápside de forma bacilar, envuelta de manera individual en un virión cuyas dimensiones aproximadas son 200 nm de longitud y 40 nm de diámetro (Moser *et al*., 2001). Los OBs, globulares y con un diámetro aproximado de 400 nm, contienen en promedio 4 ODVs cada uno, y carecen de la envoltura externa que poseen los OBs de los baculovirus que infectan insectos lepidópteros (Becnel y White, 2007). La homogeneidad de su tamaño y forma contrastan con la heterogeneidad descripta para los baculovirus aislados de *Aedes* (*Ochlerotatus*) *solicitans* (Walker) (Federici, 1980) y *Ur. sapphirina* (Shapiro *et al*., 2004).

El ciclo de infección en un mosquito susceptible comienza cuando la larva ingiere los OBs que se encuentran en suspensión (Becnel y White, 2007). Luego, en el ambiente alcalino de la luz del intestino medio, se disuelven dando lugar a la liberación de los ODVs. Estos viriones atraviesan la membrana peritrófica, se adsorben sobre las microvellosidades, y su envoltura se fusiona con la membrana citoplasmática permitiendo que las nucleocápsides ingresen al citoplasma, para luego ser transportadas al núcleo en un evento que ocurre 2 a 4 horas después de la ingesta inicial. La expresión génica, regulada en forma de cascada, conduce primero al ensamblaje en el núcleo de nucleocápsides que migran al citoplasma, para brotar luego como BVs, que son liberados al espacio ectoperitrófico. Los BVs se adsorben

sobre las células del epitelio intestinal, en las que penetran luego por endocitosis. De esta manera, son responsables de propagar la infección en el intestino, afectando principalmente a las células del estómago posterior y los ciegos gástricos. Es curioso que la diseminación viral quede restringida al ámbito intestinal y no alcance a otros tejidos, como sí sucede con los baculovirus que infectan lepidópteros. En la fase final del ciclo, las nucleocápsides son retenidas en el núcleo de las células infectadas donde adquieren una envoltura sintetizada *de novo* y se ensamblan como ODVs, los cuales posteriormente quedan incluidos en la matriz proteica formando los OBs que se acumulan en el núcleo a partir de las 14 horas desde el inicio de la infección. Luego de la muerte de la larva infectada, los OBs son liberados al ambiente acuático y pueden ser ingeridos por nuevas larvas susceptibles, propagando así la infección.

Las larvas que son infectadas con CuniNPV sufren alteraciones severas de su aspecto y comportamiento, afectándose también su desarrollo (Moser *et al.*, 2001). A las 24 horas posteriores a la ingesta de OBs, las larvas presentan un tamaño menor que los controles no infectados, si bien continúan alimentándose activamente hasta después de 48 horas. A las 72 horas entran en letargo, quedan suspendidas de la superficie del líquido, y finalmente mueren a los 3 a 4 días. La transmisión viral no depende sólo de la susceptibilidad del insecto, sino que también es fuertemente dependiente de las características del ambiente acuático en el que entran en contacto la larva y el virus, y es especialmente influida por la composición salina. Becnel *et al.* (2001) determinaron que la eficiencia de infección con CuniNPV de larvas de *Culex quinquefasciatus* suspendidas en agua deionizada fue de sólo 0,2 %, pero se incrementó hasta 100 % cuando se adicionó una sal del catión magnesio (Mg II), a una concentración de 40 mM. El efecto del magnesio es inhibido por la adición de una sal de calcio (Ca), o de un quelante como el ácido etilendiaminotetraacético (EDTA), demostrando la especificidad de su intervención como cofactor. Los mismos autores demostraron que las diferencias en la eficiencia de la infección en distintos tipos de efluentes se asocian con la relación de concentraciones Mg (II) / Ca (II) (Becnel *et al.*, 2001). Similar requerimiento fue demostrado para la infección con el baculovirus de *Ur. sapphirina* (Shapiro *et al.*, 2004).

La amplitud del rango de hospedadores de CuniNPV fue estudiado por Andreadis *et al.* (2003), quienes determinaron que la susceptibilidad está restringida a especies de mosquitos clasificados dentro del género *Culex*, subgénero *Culex*. Utilizando *Cx. quinquefasciatus* como especie patrón, se determinó que la tasa de infección de larvas de tres a cuatro días con OBs purificados es dependiente de la dosis, alcanzándose un porcentaje de infección superior al 80 % a una concentración viral de 1,6 x 10^7 OBs/mL, a los dos días post-infección. Todas las larvas infectadas murieron a los cuatro días post-infección. La susceptibilidad de las larvas de *Cx. pipiens* y *Cx. pipiens f. molestus* Forskal resultó similar, pero la progresión del proceso resultó más lenta, alcanzándose porcentajes similares recién a los cuatro días. Las larvas de *Culex restuans* Theobald y *Culex salinarius* Coquillett resultaron menos susceptibles, obteniéndose tasas máximas de infección apenas superiores al 20 % para la primera especie, y de 48 % para la segunda. Por otro lado, los ejemplares de *Cx. territans* no resultaron susceptibles a CuniNPV. Tampoco se advirtieron signos de infección cuando los bioensayos se practicaron sobre larvas de Aedes (*Aedimorphus*) *vexans* (Meigen), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *canadensis* (Theobald), *Aedes (Ochlerotatus) cantator* (Coquillett), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *communis* (de Geer), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *excrucians* (Walker), *Aedes* (*Hulecoeteomyia*) *japonicus* (Theobald), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *stimulans* (Walker) y *Ae. triseriatus*.

El potencial de CuniNPV para ser utilizado como un agente insecticida ha sido revisado por Becnel (2006). Entre las propiedades favorables se debe mencionar que este virus ha demostrado poseer una elevada virulencia para la mayoría de las especies de *Culex* spp., incluso para aquellas que actúan como vectores de virus de importancia sanitaria, como *Saint Louis encephalitis virus* (SLEV) y *West Nile virus* (WNV). CuniNPV es efectivo en ambientes acuáticos eutrofizados, donde además es capaz de persistir y reciclarse. El rango de temperaturas tolerado es amplio: los OBs son resistentes hasta 50 °C, y efectivos a temperaturas tan bajas como 17 °C. Desde el punto de vista de su producción, se han establecido procedimientos para su amplificación *in vivo* en larvas de mosquitos, donde se alcanzan elevados rendimientos específicos y altas productividades. Por otro lado, el producto viral preparado a partir del macerado de larvas infectadas, puede ser conservado a 4 °C en forma de suspensión, o alternativamente como polvo secado al aire. Como contrapartida, una de las limitaciones más severas es el requerimiento absoluto de la presencia de sales de magnesio (II) en los ambientes acuáticos en los que se debe aplicar el virus. Además, hasta el presente no se ha descripto el desarrollo de procedimientos que permitan multiplicar CuniNPV *in vitro* utilizando cultivos celulares.

Brevidensovirus

DNAsc

proteína de cápside

Figura 2. Representación del fenotipo asociado a los viriones de brevidensovirus (adaptado de viralzone.expasy.org).

Los brevidensovirus, como todos los miembros de la familia *Parvoviridae*, carecen de envoltura, son de simetría icosaédrica y tienen un diámetro de 21 a 22 nm (Berns y Parrish, 2007). La cápside está compuesta por 60 subunidades de la proteína denominada VP (por *Viral Protein*) (Fig. 2). El genoma de DNA de simple cadena tiene un tamaño de 4,1 kb, presentando en los extremos dos grandes secuencias con repeticiones invertidas en forma de horquilla (Afanasiev *et al*., 1991). En el interior de la mayoría de las cápsides se incluyen genomas de polaridad negativa, aunque algunas partículas contienen moléculas de polaridad positiva. El genoma posee tres marcos de lectura abiertos, correspondientes a dos proteínas no estructurales denominadas NS1 y NS2 (por sus abreviaturas del inglés *Non-Structural*), y a la proteína de la cápside VP (Pham *et al*., 2013). En AaeDNV se localizaría otro promotor sobre la cadena complementaria, cuyo producto de expresión no ha sido identificado (Afanasiev *et al*., 1991).

Los brevidensovirus infectan específicamente células de mosquitos, en las cuales se replican de manera autónoma, sin requerir de la coinfección con virus auxiliadores como sucede con otros parvovirus. Los viriones penetran en las células susceptibles por un mecanismo de endocitosis mediada por receptores, dependiente de clatrina (Vendeville *et al*., 2009). Una vez internalizados en los endosomas, atraviesan su membrana permeabilizada y son liberados al citoplasma, para ser luego transportados al núcleo, donde desnudan su genoma para replicarlo. Para ello, es necesario que la célula se encuentre en multiplicación, ya que la replicación viral sólo se activa en la fase S del ciclo celular (Berns y Parrish, 2007). Este proceso comienza con la síntesis de la cadena de DNA de secuencia complementaria al genoma parental, con la participación de enzimas celulares (DNA polimerasa y DNA helicasa). Luego, se inicia la expresión de los genes virales, primero los correspondientes a las proteínas no estructurales y luego al polipéptido VP. Posteriormente, se producen copias del genoma por un mecanismo de horquilla rodante, con NS1 unida al extremo 5´ de la molécula de DNA. Esta proteína es una endonucleasa, que además tiene función de helicasa. En tanto NS2, el otro polipéptido no estructural, no parece ser esencial para la replicación viral. Las moléculas de DNAsc sintetizadas pueden ser encapsidadas para formar nuevos viriones, o bien transformarse en DNAdc para la amplificación ulterior de los procesos de replicación y transcripción. Finalmente, el ensamblado se produce en el núcleo celular, el cual se hipertrofia (la característica distintiva de las infecciones por estos virus) y puede aparecer rebosante de cuerpos de inclusión debido a la acumulación de partículas virales, como sucede en la replicación de AalDNV. En cambio, durante la multiplicación de AaeDNV los viriones de la progenie se acumulan en el citoplasma. La liberación posterior ocurre a consecuencia de la lisis celular.

La patogénesis en mosquitos ha sido estudiada mediante una serie de elegantes experimentos

empleando virus que expresan genes indicadores (Gu *et al*., 2010; Ward *et al*., 2001). Cuando larvas de primer estadio de *Ae. aegypti* se infectaron con AalDNV, al cual son susceptibles, los primeros signos de expresión del genoma viral recombinante se advirtieron sobre la papila anal, por lo cual se considera probable que ese sea el sitio por el cual el virus ingresa al insecto (Ward *et al*., 2001). También se ha demostrado actividad temprana de replicación en las células de las cerdas, que podrían constituir una vía alternativa de ingreso. Resultados similares se obtuvieron en larvas de *Ae. albopictus* (Gu *et al*., 2010). En cambio las células del intestino medio, puerta principal para la invasión por parte de numerosos virus entomopatógenos, parecen ser refractarias a la infección, o al menos poco susceptibles. Dentro de los dos días posteriores el virus se disemina a las células del cuerpo graso, y posteriormente también a células de otros tejidos, como fibras musculares, neuronas, hipodermis, hemocitos, células traqueales y discos imaginales. A medida que progresa la infección, las larvas se muestran letárgicas, con abdomen anormalmente curvo, y a menudo se las encuentra colgando de la superficie del líquido. La muerte suele ocurrir entre los 7 y 10 días post-infección, antes de lo cual los insectos pierden su pigmentación y aparecen de color blanquecino.

Los brevidensovirus considerados no replican en animales vertebrados ni son capaces de infectar insectos lepidópteros u otros dípteros diferentes a mosquitos, pero el rango de hospedadores es variable, de acuerdo a la cepa viral que se considere. Por ejemplo, AalDNV no sólo infecta larvas de *Ae. albopictus*, ya que puede transmitirse a larvas de *Ae. aegypti*, y también, mediante inoculación, a mosquitos adultos de la misma especie. Por otro lado, AaeDNV se transmite horizontalmente a larvas de *Ae. aegypti* y de *Ae. albopictus*, como así también a larvas de varias especies dentro de los géneros *Culex* y *Aedes* (*Ochlerotatus*). Por el contrario, la especificidad de AgDNV parece ser mayor, ya que sólo infecta y se replica eficientemente en ejemplares de *An. gambiae* y en cultivos de células derivados de esta especie o de otras relacionadas, alcanzándose niveles mucho más bajos de infección y replicación en mosquitos pertenecientes a otros géneros (Ren *et al*., 2008).

La letalidad de la infección de larvas de mosquitos con brevidensovirus es dependiente de la dosis, y además resulta afectada por la influencia de diversos factores (Barreau *et al*., 1996). La edad de los ejemplares es uno de ellos: mientras que casi el 100 % de las larvas de *Ae. aegypti* de un día mueren cuando son infectadas con un inóculo de AalDNV preparado a partir de cultivos de células de mosquitos infectadas, la tasa de mortalidad se reduce, y una proporción de los ejemplares infectados alcanza la adultez, si la inoculación se realiza sobre larvas de 3 a 4 días. La temperatura de incubación también afecta la tasa de mortalidad, que resulta máxima a 27 °C y declina a temperaturas inferiores o superiores. Otro factor que influye es la forma en que se suministra el inóculo viral: las larvas infectadas finamente trituradas son más efectivas, como fuente de infección, que las larvas infectadas sin triturar o que el agua en la cual se han criado, indicando que el virus ingresa al hospedador con mayor facilidad cuando es administrado en un soporte biológico de tamaño suficientemente pequeño. Las tasas de letalidad también son afectadas de manera directamente proporcional por la densidad de las larvas en el medio acuático de cría y por el tiempo de contacto con el inóculo. Por otro lado, se ha descripto que distintas cepas de brevidensovirus presentan diferencias en su capacidad patogénica para una misma especie de mosquitos, como así también que poblaciones de mosquitos de la misma especie, pero de diferente origen, presentan distintos niveles de susceptibilidad y mortalidad (Hirunkanokpun *et al*., 2008). Inclusive, la infección con AgDNV no produce ningún efecto patogénico en larvas de *An. gambiae*, aunque este virus es patógeno en adultos de la misma especie (Ren *et al*., 2008). Esta capacidad ha sido demostrada también para otras cepas, pero de manera menos virulenta (Barreau *et al*., 1996).

Luego de ingresado el virus en la larva, la muerte del insecto ocurrirá en dicha etapa, o bien cuando los individuos afectados hayan alcanzado los estados de pupa o adulto. De hecho, los picos de mortalidad se concentran en el momento en que se produce la metamorfosis de larva a pupa, principalmente, pero también durante el desarrollo a adulto y en el momento de la oviposición en las hembras, probablemente por tratarse de instancias en las cuales los requerimientos energéticos se incrementan (Becnel y White, 2007). Además de la letalidad, estas infecciones se pueden manifestar de manera menos dramática pero afectando negativamente la longevidad, la fertilidad y la fecundidad de los insectos que permanecen persistentemente infectados (Suchman *et al*., 2006). Estos mosquitos que sobreviven mantienen la circulación viral en la población y, si son hembras, constituyen además la fuente para la transmisión vertical del virus a su progenie, y para la transmisión horizontal por vía venérea durante la copulación. De esta manera, la persistencia de la infección en individuos adultos contribuye a sostener la circulación en el tiempo, además de favorecer su dispersión en el espacio. Este proceso ha sido relacionado con la generación de genomas defectivos, cuya emergencia contribuiría a modular la virulencia de la infección. Roekring *et al*. (2006) sometieron a generaciones sucesivas de una población de *Ae. aegypti* a infecciones seriadas con un lote de AalDNV,

y determinaron un incremento progresivo de la tasa de supervivencia en cada nueva generación. En estos desafíos sucesivos se demostró la persistencia de la infección en una proporción de las hembras sobrevivientes, que de esta manera estarían en condiciones de transmitir el virus verticalmente a la progenie. El análisis de los genomas virales aislados de cada generación mostró un paulatino enriquecimiento en moléculas defectivas, las cuales podrían interferir con la replicación del genoma completo. Esto podría explicar la reducción en la tasa de mortalidad en las poblaciones de larvas persistentemente infectadas. La generación de estas partículas defectivas interferentes (DIPs) ha sido también demostrada en cultivos de células de mosquitos infectados persistentemente con brevidensovirus, caracterizados por una reducción del efecto citopático asociado, en comparación con los cultivos expuestos a poblaciones virales libres de genomas defectivos (Roekring *et al.*, 2006). Precisamente estos cultivos, que no muestran evidencias de actividad citolítica, han sido una de las fuentes para el aislamiento de algunas de las cepas actualmente conocidas de brevidensovirus.

Esta capacidad de establecer infecciones persistentes podría afectar la competencia del mosquito hospedador para replicar otros virus. En tal sentido, Wei *et al.* (2006) informaron que la persistencia de una cepa de AalDNV en ejemplares adultos de *Ae. albopictus* interfirió con la replicación de virus dengue de tipo 2, que se replicó de manera menos eficiente en relación a un grupo control que no estaba infectado con el brevidensovirus. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en experimentos realizados *in vitro*, en cultivos de células de mosquitos infectados persistentemente con brevidensovirus, que ante la sobreinfección con virus dengue 2 (Burivong *et al.*, 2004) o dengue 3 (Mosimann *et al.*, 2011), exhibieron evidencias de limitación en la replicación del virus sobreinfectante. Por el contrario Kanthong *et al.* (2008), en experimentos de coinfección de cultivos celulares con AalDNV y dengue 2, no pudieron demostrar la existencia de interferencias recíprocas significativas en la infección y la replicación de ambos virus. Por lo tanto, será necesario establecer con precisión las condiciones que podrían conducir al establecimiento de una efectiva interferencia de la infección con brevidensovirus sobre la sobreinfección con flavivirus que se transmiten a seres humanos, fenómeno que podría utilizarse con el propósito de limitar la competencia vectorial en mosquitos de importancia sanitaria.

Una de las limitaciones más importantes para la aplicación de brevidensovirus en el control de mosquitos es que su actividad es dependiente de la dosis aplicada, y que se requieren dosis relativamente elevadas para alcanzar un efecto insecticida relevante (Ledermann *et al*., 2004). Barreau *et al*. (1996) determinaron que era necesario el producto viral obtenido de 50 larvas muertas para alcanzar una tasa de letalidad cercana al 90 % cuando 250 larvas de *Ae. aegypti* de primer estadio fueron infectadas con AalDNV. Por otro lado, Gu *et al*. (2010) determinaron que el valor de la DL_{50} de AeDNV en larvas de primer estadio de *Ae. albopictus* es de 109,37 copias de DNA viral por mL. La necesidad de aplicar altas dosis de estos virus para alcanzar niveles significativos de control obliga a desarrollar sistemas de amplificación viral muy eficientes. En tal sentido, la producción de brevidensovirus se puede llevar a cabo en larvas de mosquitos o en cultivos de líneas celulares de mosquitos persistentemente infectados (Barreau *et al*., 1994). En relación a la producción *in vitro*, se ha descripto la multiplicación de brevidensovirus en cultivos en suspensión de células de mosquitos en medios libres de suero fetal, una tecnología que haría asequible el objetivo de producir estos patógenos a gran escala (Suchman y Carlson, 2004).

Hasta el presente existe un único antecedente acerca del desarrollo de un producto de naturaleza viral para el control de mosquitos. *Viroden* fue una formulación basada en el brevidensovirus 1 AaeDNV, desarrollada en la Unión Soviética para el control de *Ae. aegypti*, que mostró una efectividad de 77 % en la reducción del número de larvas en ensayos de campo (Buchatsky *et al*., 1987). La formulación pasó favorablemente los diferentes controles de toxicidad e inocuidad para otras especies, pero nunca se llegaron a realizar las pruebas de campo a mayor escala que hubieran permitido completar el desarrollo del producto y su consecuente aplicación (Becnel y White, 2007). La línea de desarrollo de este producto fue discontinuada luego de la desaparición de la U.R.S.S.

Iridovirus

Los iridovirus (Familia *Iridoviridae*) constituyen un amplio y diverso conjunto de virus, cuyo nombre se debe a la iridiscencia típica que caracteriza a los invertebrados infectados (Williams, 1996). Los viriones, que contienen un genoma de DNA doble cadena lineal de entre 180 y 305 kb, son de forma poliédrica con un diámetro que oscila entre 120 y 350 nm. La cápside está recubierta por dentro por una membrana lipídica. En tanto, los viriones pueden poseer una envoltura externa, o carecer de la misma,

dependiendo de la forma en que abandonan la célula en que fueron ensamblados: la poseen si el egreso se produce por brotación en la membrana plasmática; pero se encuentran desnudos cuando se acumulan en el citoplasma y son liberados luego de la lisis celular (Fig. 3). El ciclo de replicación sucede en el núcleo celular, pero el ensamblaje de la progenie ocurre en el citoplasma, donde se acumulan los viriones. Las características descriptas permiten incluir a los miembros de esta familia dentro del grupo de los grandes virus con genoma de DNA, de replicación núcleocitoplasmática, para los cuales se ha propuesto el establecimiento del nuevo orden *Megavirales* (Colson *et al*., 2013).

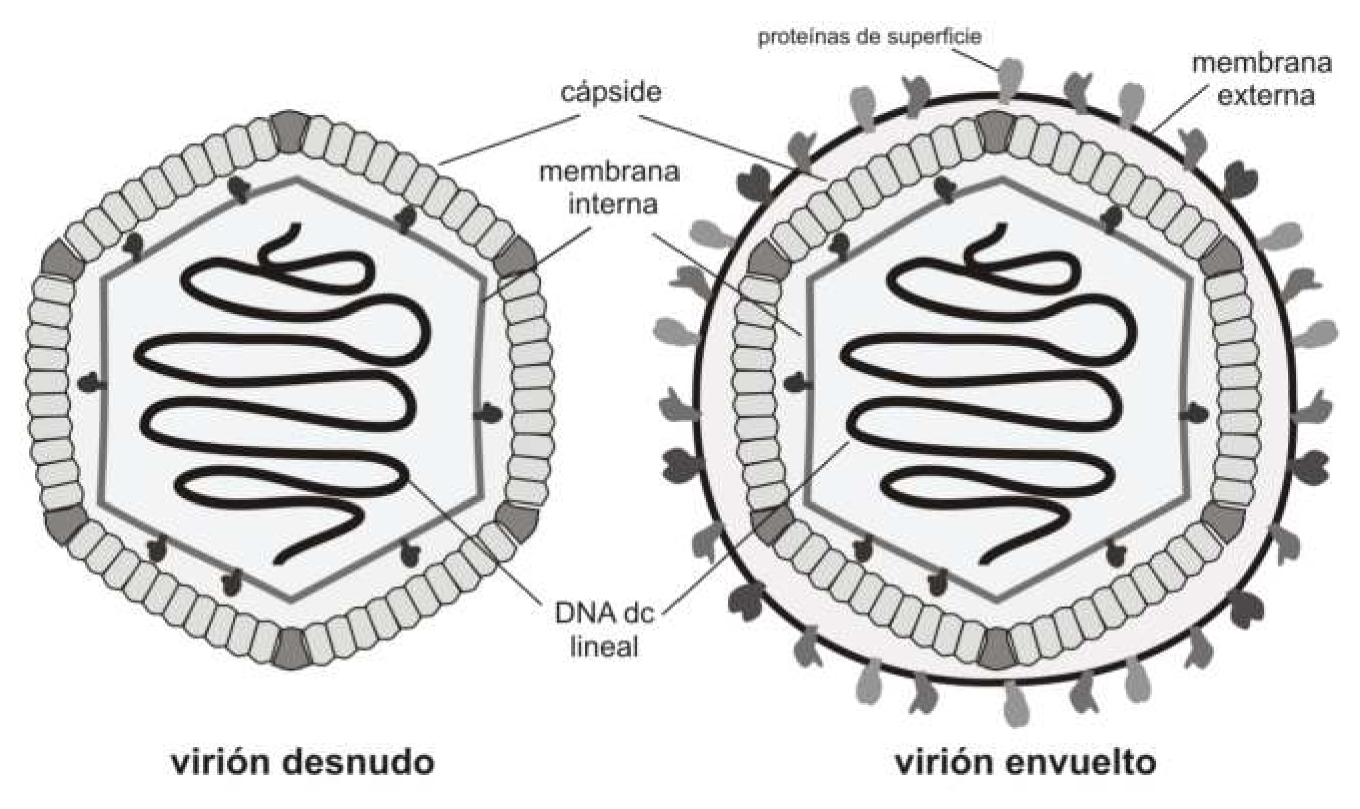


Figura 3. Representación de los fenotipos asociados a los viriones de iridovirus (adaptado de viralzone.expasy.org).

Los iridovirus pueden infectar tanto animales vertebrados poiquilotermos como invertebrados. Aquellos que infectan invertebrados se clasifican en los géneros *Iridovirus* y *Chloriridovirus*, dos de los cinco reconocidos dentro de la familia (ICTV, 2014). En el primero de ellos, la clasificación vigente reconoce la existencia de dos especies (*Invertebrate iridiscent virus 1* e *Invertebrate iridiscent virus 6*), mientras que en el segundo se clasifica solo a *Invertebrate iridiscent virus 3*, también conocido como virus iridiscente de mosquitos (MIV). Las infecciones por MIV han sido descriptas en ejemplares de los géneros *Aedes*, *Culex, Culiseta*, *Aedes* (*Ochlerotatus*) y *Psorophora* (revisados por Williams, 2008), y más recientemente también en *Anopheles* (Huang *et al.*, 2015).

En general las infecciones producidas por las especies del género *Iridovirus*, que pueden afectar a artrópodos de diferentes órdenes incluyendo dípteros, tienden a ser encubiertas (Williams, 1996; 2008). Sin embargo, pueden influir sobre la longevidad y la tasa de reproducción de los especímenes infectados. Por el contrario MIV exhibe un marcado tropismo por mosquitos, en los cuales tiende a producir infecciones con manifestaciones típicas (iridescencia verde-amarillenta, naranja o turquesa, localizada por debajo de la epidermis) y elevada letalidad (Williams, 2008), si bien se han descripto también infecciones con bajo porcentaje de letalidad (Marina *et al*., 1999; Muttis *et al*., 2013). La transmisión horizontal en mosquitos se produciría a través de cortes o discontinuidades en la cutícula o en la membrana peritrófica de las larvas (Williams, 1996); la coinfección con nematodes podría también facilitar el ingreso viral (Mullens *et al*., 1999; Muttis *et al.*, 2013). En tanto, el canibalismo en condiciones de alta densidad larvaria, también ha sido propuesto como una vía alternativa de transmisión horizontal (Marina *et al*., 2005), al igual que la vía transovárica que haría posible la transmisión vertical. Las larvas recién eclosionadas son más susceptibles, pero la mortalidad se incrementa cuando las mismas alcanzan el cuarto estadio de desarrollo. El órgano más afectado, y el primero en ser alcanzado es el cuerpo graso, para posteriormente llegar también a la epidermis, donde se hacen claramente visibles las manifestaciones de la infección.

A pesar de la comprobada patogenicidad de los iridovirus, se considera que su potencial como agentes de control biológico de mosquitos de importancia sanitaria es escaso (Williams, 2008). Esta consideración está basada, principalmente, en las dificultades para establecer infecciones, en el elevado porcentaje de infecciones encubiertas, y en el amplio espectro de hospedadores que revelan los ensayos en laboratorio. Tampoco se han desarrollado procesos de producción viral, ni se han establecido mínimamente las condiciones de formulación y aplicación del virus para su utilización en acciones de control de plagas de mosquitos.

Cypovirus

La familia *Reoviridae* incluye varias especies de virus que infectan y producen patologías en insectos, en particular entre aquellos clasificados en los géneros *Dinovernavirus* (Auguste *et al*., 2015) y *Cypovirus* (Becnel y White, 2007), incluidos en la subfamilia *Spinareovirinae*, y en el género *Seadornavirus* (Lv *et al.*, 2012), de la sub-familia *Sedoreovirinae*. Entre estos sólo los cypovirus, llamados así por producir cuerpos de inclusión intracitoplasmáticos característicos, han recibido atención por su potencial utilización como agentes insecticidas aplicables al control de mosquitos. Actualmente, ICTV reconoce 16 especies dentro del género *Cypovirus* (*Cypovirus* 1 a 16), 15 de los cuales infectan insectos lepidópteros, y el restante himenópteros. Para los cypovirus que infectan mosquitos se ha propuesto el reconocimiento de una nueva especie (*Cypovirus 17*) (Green *et al*., 2006), aún no reconocida formalmente en la última taxonomía viral difundida por ICTV (2014), denominado UsCPV o cypovirus de *Ur. sapphirina*. Se han descripto también evidencias de infección por cypovirus en otras especies de mosquitos de los géneros *Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Culiseta*, *Orthopodomyia*, *Psorophora* y *Uranotaenia* (Clements, 2012; Federici, 1980).

Los viriones de cypovirus, que carecen de envoltura, tienen un diámetro de alrededor de 65 nm. La cápside, a diferencia de la de otros miembros de la misma familia *Reoviridae*, está formada por una única capa de la proteína viral VP1, y se caracteriza, además, por exhibir 12 protrusiones en cada uno de los vértices de los ejes de simetría quíntuple de la nucleocápside (Fig. 4). El genoma es de RNA doble cadena, y consiste en diez fragmentos cuyos tamaños varían entre 1 y 4,2 kpb, codificando para la síntesis de 10 a 12 proteínas. Entre ellas se encuentra la poliedrina, cuya cristalización conduce a la formación de los cuerpos de oclusión. Estos, que se acumulan en el citoplasma de las células donde se replican, pueden ser de dos tipos diferentes: pequeños (0,1 µm) y regulares, de forma cuboide, conteniendo uno o unos pocos viriones; o grandes (hasta 3 µm) y de forma irregular, conteniendo muchos viriones (Zhang *et al.*, 1999). Los cuerpos de oclusión le otorgan resistencia frente a la acción de los distintos factores del medio y favorecen su persistencia ambiental.

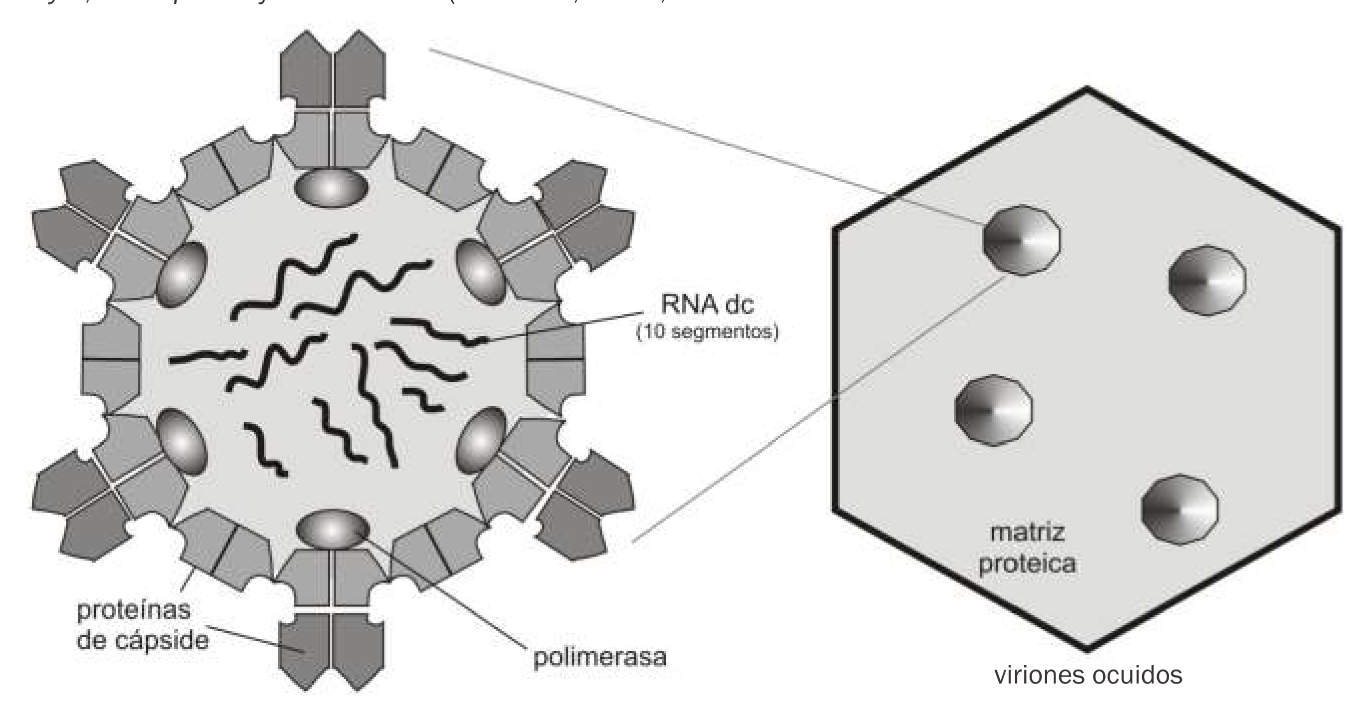


Figura 4. Representación del fenotipo asociado a los viriones de cypovirus (adaptado de viralzone.expasy.org).

Los cypovirus se replican en el citoplasma de las células que infectan. Luego de la adsorción y la internalización por endocitosis, la partícula es parcialmente desnudada en el interior del endosoma, y posteriormente liberada al citoplasma, de tal manera que las moléculas genómicas nunca quedan totalmente desnudas. Esto limita la activación de los mecanismos de respuesta celular intrínsecos estimulados por la exposición a RNA doble cadena, que podrían resultar en una inhibición de la replicación viral. La transcripción temprana del genoma por la RNA polimerasa viral se lleva a cabo en el interior de las partículas subvirales, dando origen a una molécula de RNA de polaridad positiva por cada fragmento genómico. Los transcriptos son luego traducidos, dando origen a los polipéptidos virales, funcionales y estructurales. Posteriormente, el ensamblaje de los polipéptidos estructurales y las moléculas de RNAsc de polaridad positiva, que se lleva a cabo en factorías virales citoplasmáticas (estroma virogénico), conduce a la formación de partículas subvirales en cuyo interior la RNA polimerasa viral cataliza la síntesis de la cadena complementaria, dando origen a los fragmentos genómicos de la progenie. Las partículas virales, mientras aún se encuentran en el interior del estroma virogénico, quedan incluidas en los cuerpos de oclusión que se forman por la deposición, alrededor de ellas, de una matriz cristalina formada por la proteína poliedrina (Andreadis, 1986). Así, los cuerpos de oclusión conteniendo a los viriones quedan retenidos en el citoplasma hasta la muerte y posterior lisis de la célula infectada.

El rango de hospedadores susceptibles de los cypovirus que infectan mosquitos es relativamente amplio. Por ejemplo, se ha demostrado que UsCPV es capaz de infectar larvas de mosquitos de otras especies dentro del mismo género, y también de otros géneros (Shapiro *et al.*, 2005). La transmisión horizontal, que se produce naturalmente vía *per os*, para ser eficiente requiere de la presencia de sales de magnesio (II), y es inhibida por la presencia de Ca (II) (Shapiro *et al.*, 2005). La infección en las larvas, que alcanza sólo a las células localizadas en los ciegos gástricos y en la parte posterior del estómago, en la mayoría de los casos no resulta letal. Los síntomas incluyen la reducción de la ingesta, la disminución del crecimiento y el retardo en el desarrollo. Los insectos que sobreviven y alcanzan el estado adulto, en ocasiones deformes y con reducción de la fecundidad y la expectativa de vida, pueden quedar persistentemente infectados y constituir la fuente para la transmisión vertical de estos patógenos (Becnel y White, 2007).

Los cypovirus que infectan mosquitos, en condiciones adecuadas, son altamente infecciosos, y además tienen una elevada capacidad para persistir en el ambiente. A pesar de estas propiedades que favorecen su potencial utilización como insecticidas, se ha prestado escasa atención a esta posibilidad. La principal razón es que una alta proporción de los insectos infectados no manifiesta una patología aguda, sino más bien crónica (Clements *et al.*, 2012).

Antecedentes sobre virus patógenos específicos de mosquitos en Argentina y en América Latina

Entre los virus que son capaces de infectar mosquitos, sólo aquellos que son transmitidos a seres humanos u otros mamíferos (arbovirus) han sido objeto de considerable atención en la República Argentina. En cambio, no hay casi antecedentes acerca de investigaciones efectuadas sobre virus patógenos exclusivos de mosquitos. Recién en el año 2012 se identificó y caracterizó un iridovirus que infecta mosquitos del género *Culex*, el primer registro de un virus iridiscente que infecta naturalmente larvas de *Cx. pipiens* (Muttis *et al.*, 2012). La infección fue detectada por la típica apariencia iridiscente de una muestra de larvas que fueron colectadas en una zanja de los suburbios de la ciudad de La Plata. El 16 % de los 151 ejemplares analizados mostró signos típicos de infección, y la observación por microscopía electrónica de cortes del cuerpo graso de los mosquitos infectados reveló la presencia de partículas con un diámetro promedio de 158 nm, de forma hexagonal, con un núcleo central denso rodeado de una zona más clara. El análisis de la secuencia de un fragmento de aproximadamente 300 pb del gen que codifica para la proteína principal de la cápside (MCP), obtenido a partir de DNA viral extraído de las larvas infectadas, como así también de la secuencia aminoacídica deducida, permitió agruparlo con los miembros del género *Chloriridovirus*, dentro del cual se clasifican la mayoría de los iridovirus que producen infecciones sintomáticas en mosquitos. Posteriormente, se determinó que más del 80 % de las larvas de *Cx. pipiens* colectadas a campo e infectadas con este iridovirus, estaban simultáneamente infectadas con el nematodo *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino (Muttis *et al.*, 2013). En experimentos realizados en laboratorio se determinó, además, que la infección con el nematodo es un requisito para que las larvas resulten infectadas por el virus, postulándose que el parásito podría desem-

peñar un rol relevante en la invasión viral. En estos estudios, la mortalidad no superó el 10 % a las 72 horas; pero posterirmente, el 82,5 % de los individuos infectados murieron, mostrando la potencial utilidad de este virus.

Por otro lado, recientemente se han realizado ensayos dirigidos a evaluar el potencial de un flavivirus específico de mosquitos, el virus Nuhmirim (NHUV) (Pauvolid-Correa *et al*., 2015), para interferir con la replicación de un arbovirus, WNV, en cultivos celulares, como así también sobre su replicación en mosquitos y su transmisibilidad (Goenaga *et al*., 2015). Los resultados obtenidos demuestran que NHUV efectivamente interfiere con la replicación de WNV en cultivos de dos líneas celulares diferentes, reduciendo significativamente los rendimientos del virus patógeno para humanos. En relación a la replicación en mosquitos, la coinfección con NHUV no redujo significativamente los rendimientos de WNV, tanto en *Cx. pipiens* como en *Cx. quinquefasciatus*. Sin embargo, en esta última especie se pudo verificar que la coinfección con NHUV reduce la concentración de WNV en saliva, y por lo tanto su potencial de transmisión por esa vía.

En el resto de los países de América Latina la situación es muy similar a la registrada en la República Argentina, con escasos registros de virus patógenos específicos de mosquitos. Araujo Coutinho *et al.* (2012) describieron la infección con un baculovirus, estrechamente relacionado con CuniNPV, en larvas de *Cx. quinquefasciatus* colectadas en la ciudad de Caraguatuba, en el Estado de San Pablo, Brasil. La prevalencia de las infecciones naturales con este baculovirus fue inferior a 0,01 %. Por otro lado, también en Brasil, se describió el aislamiento de un brevidensovirus a partir de un cultivo de la línea celular C6/36 (Mosimann *et al*., 2011). El análisis de la secuencia del genoma viral reveló una estrecha relación con AaeDNV. Una de las características de mayor interés descriptas para este aislamiento es su capacidad para interferir con la replicación del virus dengue.

Resulta obvio decir que la exigua información existente sobre virus patógenos específicos de mosquitos en América Latina no responde a su escasez, sino a la falta de estudios emprendidos para poner en evidencia su presencia, riqueza y abundancia. Si se considera que el subcontinente alberga algunas de las regiones de mayor biodiversidad del planeta, que incluye una amplísima diversidad de culícidos, resulta razonable suponer que es igualmente rico el espectro de virus que los utilizan como hospedadores para su replicación, entre los cuales seguramente se encontrarán nuevas entidades con propiedades aptas para ser utilizadas como agentes de control de mosquitos. Por otro lado, ni la Argentina ni el resto de América Latina han resultado escenarios para el emprendimiento de experiencias destinadas a desarrollar o implementar programas de control de mosquitos basados en el uso de virus patógenos específicos. Si bien esta carencia está relacionada con la ausencia de una tradición científico-tecnológica en la materia, resulta paradójico que este sea también el continente en el cual se han desarrollado algunas de las experiencias más exitosas de utilización de virus entomopatógenos para el control de plagas de insectos lepidópteros en la agricultura, experiencia cuya transferencia podría contribuir a abreviar el desarrollo de procesos de producción de virus patógenos específicos de mosquitos de importancia sanitaria, como así también su aplicación en programas de control.

Perspectivas

El uso clásico de virus como agentes de control de poblaciones de mosquitos está restringido por una serie de limitaciones biológicas, tecnológicas y económicas, que se discutieron previamente. Como consecuencia de ellas, todavía no han surgido formulaciones exitosas aplicadas en campo, aunque existen investigaciones dirigidas a mejorar algunos de los aspectos mencionados anteriormente como obstáculos. La factibilidad de modificar esta situación podrá depender, por un lado, del mejoramiento de los productos virales y las tecnologías insecticidas ya conocidas, pero además, y principalmente, de la generación de nuevos conceptos, nuevos productos y nuevas tecnologías.

A continuación se revisarán algunas de las líneas de investigación y desarrollo más promisorias.

Exploración del viroma específico de mosquitos

Como se ha descripto, el viroma específico de mosquitos es una fuente de potenciales principios activos para la producción de bioinsecticidas que colaboren en el control de estos organismos. Una exploración más profunda y extensa de ese viroma con el objeto de identificar y aislar patógenos virales desconocidos hasta el momento, o de cepas más virulentas de especies ya conocidas, podría resultar en una fuente de nuevos agentes útiles para el control de mosquitos de importancia sanitaria (Bolling *et*

al., 2015b). A este respecto, no puede dejar de mencionarse que la gran mayoría de los virus patógenos de mosquitos que han sido descriptos hasta el presente corresponden a aislamientos efectuados en USA y Europa (Federici, 1980; Williams, 2008), y que recién en los últimos años se han empezado a describir nuevos aislamientos procedentes de Asia, América Latina y África, en algunos casos de virus que presentan características novedosas, no descriptas previamente (Schuster *et al*., 2014), por lo cual el repertorio de patógenos virales de mosquitos no parece estar agotado, ni mucho menos. En particular, para algunos mosquitos cuyas poblaciones tienden a expandirse a escala global, como *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus,* la exploración de sus respectivos ambientes de origen podría dar por resultado el hallazgo de patógenos virales específicos, no identificados hasta el presente, que podrían jugar roles relevantes en la regulación natural de las poblaciones de los culícidos ancestrales en dichos ambientes. Como es bien sabido, cuando un organismo se expande desde su lugar original y se transforma en invasivo, una de las razones de su éxito radica en que los ambientes invadidos carecen de los enemigos naturales y patógenos que contribuyen al control de su población en el ámbito de origen. Si bien es cierto que los virus, por su condición de parásitos obligados, pueden acompañar las migraciones de sus hospedadores y coevolucionar con ellos, es posible también que los ambientes de donde éstos provienen originalmente puedan resultar aun reservorios de virus patógenos potencialmente útiles como agentes de control de los hospedadores en expansión. La búsqueda de estos patógenos virales ancestrales podría llevarse a cabo mediante metodologías clásicas, pero sin duda su identificación se acelerará mediante la aplicación de técnicas de secuenciación de alto rendimiento que ya han demostrado su eficacia para contribuir a poner en evidencia la existencia de nuevos virus específicos de mosquitos (Bolling *et al.*, 2015a).

Procesos de producción viral y formulación

El desarrollo y la optimización de nuevas tecnologías para la producción de virus, y la posterior formulación de insecticidas de base viral, pueden también contribuir a tornar factible su utilización en el control de poblaciones de mosquitos. En relación a la producción viral, mientras que la amplificación en larvas, por las dificultades para su estandarización, no parece ser una opción factible, existe mucho terreno para trabajar en la optimización de procesos de amplificación de virus *in vitro* utilizando cultivos de células de mosquitos. Para esto será necesario establecer, en primer término y para cada uno de los virus cuya producción resulte de interés, si las líneas celulares de mosquitos disponibles son suficientemente productivas y poseen cualidades tecnológicas (capacidad de ser cultivadas en suspensión, adaptación a medios de cultivo libres de suero, entre otras) que las hagan aptas para sostener procesos de producción a gran escala, o de lo contrario si será necesario establecer nuevas líneas. Las disponibles actualmente son escasas, en comparación con la extensa variedad de líneas celulares establecidas a partir de lepidópteros, y además muy pocas de ellas están disponibles en bancos de células reconocidos (Walker *et al*., 2014). Entre las líneas existentes, sólo C6/36 de *Ae. albopictus*, ha sido extensamente utilizada y ha demostrado poseer propiedades tecnológicas aptas para el desarrollo de procesos de producción viral (Suchmann y Carlson, 2004). Sin embargo, la elevada frecuencia de presentación de infecciones virales persistentes e inaparentes de esta línea celular obliga a evaluar cuidadosamente el origen y la condición de los cultivos antes de aplicarlos al desarrollo de procesos de producción viral. Además, será necesario desarrollar nuevos medios de cultivo de bajo costo, como así también optimizar las condiciones de infección y establecer procesos de producción a gran escala robustos y confiables. Teniendo en cuenta la experiencia acumulada en el desarrollo de procesos para la producción a gran escala de otros virus de insectos, como los baculovirus específicos de lepidópteros, como así también de virus de mamíferos, estos desarrollos podrán transferirse rápidamente en el momento que estén disponibles virus que exhiban propiedades suficientemente atractivas por su potencial insecticida o de control.

Los deltabaculovirus se encuentran entre los virus patógenos de mosquitos que reúnen condiciones más favorables para ser utilizados como agentes de control, pero su uso, al igual que la de otros virus de mosquitos que también forman cuerpos de oclusión, como los cypovirus, ha sido limitada porque la infección larvaria requiere una concentración salina específica, una condición difícil de satisfacer cuando estos insecticidas virales se deben aplicar a campo. Para salvar esta limitación se ha propuesto el desarrollo de formulaciones que microencapsulan a los cuerpos de oclusión virales con una sal de magnesio (II), cuya función es suministrar *in situ* la concentración de este ion necesario para permitir que se produzca la interacción entre los viriones ocluidos y las células susceptibles del intestino medio de la larva (Becnel, 2006). Sin embargo, no se produjeron

avances ulteriores en este aspecto, los que parecen estar supeditados a la disponibilidad de virus con mejores propiedades insecticidas o capacidad de control que los disponibles actualmente.

Mejoramiento de las propiedades insecticidas de los virus mediante manipulación génica

Los virus pueden ser modificados genéticamente utilizando herramientas tradicionales de ingeniería genética (Suzuki *et al.*, 2014). Por ejemplo, el genoma de los brevidensovirus fue manipulado con el objeto de utilizarlos como vectores para la transferencia de genes heterólogos en larvas de mosquitos (Afanasiev *et al.*, 1994), o como vectores de expresión en cultivos de células de mosquitos (Afanasiev *et al.*, 1997). Estas tecnologías pueden aplicarse al objetivo de incrementar la virulencia, con un impacto insecticida directo. Gu *et al*. (2010) construyeron brevidensovirus recombinantes que expresan el gen de la toxina excitatoria específica de insectos BmK IT1, demostrando que el agente recombinante posee una virulencia superior al virus silvestre, y que esta estrategia podría resultar en una alternativa tecnológicamente factible para aumentar la eficacia de los brevidensovirus como agentes de control de mosquitos. Sin embargo todavía no se han realizado, ni aún a nivel de laboratorio, los ensayos que permitan garantizar que el transgen no fluirá hacia otros organismos, o que la toxina no afectará a hospedadores no deseados.

Por otro lado, si bien la factibilidad de implementar esta estrategia ha sido también demostrada repetidamente para los baculovirus que infectan insectos lepidópteros (Lacey *et al.,* 2015), todavía no ha sido implementada como una vía para mejorar la capacidad insecticida de CuniNPV, o de algún otro baculovirus específico de mosquitos. En cualquier caso, la obtención de cepas virales más virulentas mediante modificación génica no representa hoy un problema técnico, y las limitaciones radican más bien en aspectos regulatorios, de seguridad y de aceptación pública ligados a la liberación al ambiente de organismos modificados genéticamente.

Virus específicos de mosquitos como antagonistas de arbovirus

Es posible que el futuro de la aplicación de virus al control de poblaciones de mosquitos no pase sólo por su uso como insecticidas clásicos, sino por la capacidad para antagonizar el rol de estos insectos como vectores de patógenos de importancia sanitaria. En los últimos años se han obtenido evidencias acerca de la capacidad de algunos virus específicos de mosquitos, como *Culex flavivirus* o algunos *brevidensovirus*, para modificar la susceptibilidad a la infección del insecto, y/o su permisividad a la replicación de arbovirus patógenos (Kent *et al.*, 2010; Mosimann *et al.*, 2011). En este sentido, se ha propuesto que, dado que muchos de los virus que infectan específicamente mosquitos se transmiten por vía vertical, sería posible establecer una población de mosquitos persistentemente infectada que resulte resistente a la sobreinfección con arbovirus patógenos, reduciendo así su competencia vectorial (Bolling *et al.*, 2015 b). Sin embargo, para que esta propuesta pueda trasladarse a la práctica deberán llevarse a cabo investigaciones exhaustivas, principalmente *in vivo*, sobre las condiciones bajo las cuales el fenómeno de interferencia se manifiesta, ya que en algunos modelos no se ha podido verificar su existencia (Kanthong *et al.*, 2008).

Virus específicos de mosquitos como vectores de paratransgénesis

La paratransgénesis es una estrategia de control que, a través de la manipulación génica de microorganismos simbiontes o parásitos de un insecto que actúa como vector de un patógeno, reduce su competencia vectorial. Entre las condiciones que un microorganismo debe cumplir para ser usado con este propósito, además de su capacidad simbiótica o parasitaria, se deben mencionar la facilidad para su multiplicación, la capacidad para introducirse en la población de hospedadores, y la factibilidad de modificar establemente su genoma para expresar el gen de interés sin detrimento de su capacidad simbiótica o parasitaria. Además, debería poder transferirse entre sucesivas generaciones del hospedador, e idealmente no debería afectar a otros organismos diferentes al hospedador blanco (Kean *et al.*, 2015; Ren *et al.*, 2008). Los brevidensovirus, por la simplicidad de los procedimientos requeridos para la modificación de sus genomas (Suzuki *et al.*, 2014), unida a su capacidad para establecer infecciones persistentes en mosquitos, relativa avirulencia (Ren y Rasgon, 2014) y habilidad para dispersarse en el am-

biente (Wise de Valdez *et al.*, 2010), son candidatos para ser utilizados como herramientas paratransgénicas en mosquitos involucrados en la transmisión vectorial de patógenos de gran relevancia sanitaria. Específicamente, AgDNV ha sido propuesto para ser utilizado como agente para reducir la competencia vectorial de *An. gambiae* para la transmisión de malaria mediante una estrategia de paratransgénesis viral (Ren *et al.*, 2008). Es posible que en el futuro próximo, otros virus específicos de mosquitos pertenecientes a otras familias, puedan ser también utilizados con el mismo propósito.

Bibliografía

1. Afanasiev BN, Galyov EE, Buchatsky LP, Kozlov YV. 1991. Nucleotide sequence and genomic organization of *Aedes densonucleosis* virus. Virology. 185: 323-336.

2. Afanasiev BN, Kozlov YV, Carlson JO, Beaty BJ. 1994. Densovirus of *Aedes aegypti* as an expression vector in mosquito cells. Exp Parasitol. 79: 322-339.

3. Afanasiev BN, Beaty B, Carlson JO, Higgins DR, Thibault KJ. 1997. *Aedes aegypt*i densovirus expression system. US Patent N° 5627048.

4. Afonso CL, Tulman ER, Lu Z, Balinsky CA, Moser BA, Becnel JJ, Rock DL, Kutish GF. 2001. Genome sequence of a baculovirus pathogenic for *Culex nigripalpus.* J Virol. 75: 11157-11165.

5.Andreadis TG, Becnel JJ, White SE. 2003. Infectivity and pathogenicity of a novel baculovirus, CuniNPV from *Culex nigripalpus* (Diptera: Culicidae) for thirteen species and four genera of mosquitoes. J Med Entomol. 40: 512-517.

6. Attoui H, Mohd Jaafar F, Belhouchet M, Biagini P, Cantaloube JF, de Micco P, de Lamballerie X. 2005. Expansion of family *Reoviridae* to include nine-segmented dsRNA viruses: isolation and characterization of a new virus designated *Aedes pseudoscutellaris* reovirus assigned to a proposed genus (Dinovernavirus). Virology. 343: 212-223.

7. Auguste AJ, Kaelber JT, Fokam EB, Guzman H, Carrington CV, Erasmus JH, Kamgang B, Popov VL, Jakana J, Liu X, Wood TG, Widen SG, Vasilakis N, Tesh RB, Chiu W, Weaver SC. 2015. A newly isolated reovirus has the simplest genomic and structural organization of any reovirus. J Virol. 89: 676-687.

8. Baquerizo-Audiot E, Abd-Alla A, Jousset FX, Cousserans F, Tijssen P, Bergoin M. 2009. Structure and expression strategy of the genome of *Culex pipiens* densovirus, a mosquito densovirus with an ambisense organization. J Virol. 83: 6863-6873.

9. Barreau C, Jousset FX, Cornet M. 1994. An efficient and easy method of infection of mosquito larvae from virus-contaminated cell cultures. J Virol Methods. 49: 153-156.

10. Barreau C, Jousset FX, Bergoin M. 1996. Pathogenicity of the *Aedes albopictus parvovirus* (AaPV), a denso-like virus, for *Aedes aegypti* mosquitoes. J Invertebr Pathol. 68: 299-309.

11. Becnel JJ. 2006. Transmission of viruses to mosquito larvae mediated by divalent cations. J Invertebr Pathol. 92: 142-145.

12. Becnel JJ, White SE. 2007. Mosquito pathogenic viruses-the last 20 years. J Am Mosq Control Assoc. 23: 36-49.

13.Becnel JJ, White SA, Moser BA, Fukuda T, Rotstein MJ, Undeen AH, Cockburn A. 2001. Epizootiology and transmission of a newly discovered baculovirus from the mosquitoes *Culex nigripalpus* and *C. quinquefasciatus*. J. Gen Virol. 82: 275-282.

14. Bergoin M, Tijssen P. 1998. Biological and molecular properties of densoviruses and their use in protein expression and biological control. En: Miller LK, Ball LA. Eds. The Insect Viruses NY Plenum Press. p 141-164.

15. Berns K, Parrish CR. 2007. Parvoviridae. En: Knipe, DM., Howley, P.M. Eds. Fields Virology NY Lippincot Williams & Wilkins p. 2437 – 2778.

16. Bolling BG, Vasilakis N, Guzman H, Widen SG, Wood TG, Popov VL, Thangamani S, Tesh RB. 2015a. Insect-specific viruses detected in laboratory mosquito colonies and their potential implications for experiments evaluating arbovirus vector competence. Am J Trop Med Hyg. 92: 422-428.

17. Bolling BG, Weaver SC, Tesh RB, Vasilakis N. 2015b. Insect-Specific Virus Discovery: Significance for the Arbovirus Community. Viruses. 7: 4911-4928.

18. Boublik Y, Jousset FX, Bergoin M. 1994. Complete nucleotide sequence and genomic organization of the *Aedes albopictus* parvovirus (AaPV) pathogenic for *Aedes aegypti* larvae. Virology. 200: 752-763.

19. Buchatsky LP. 1989. Densonucleosis of bloodsucking mosquitoes. Dis Aquat Org. 6: 145- 150.

20. Buchatsky LI, Kuznetsova MA, Lehedinets NN, Konoko AG. 1987. Development and basic properties of the viral preparation Viroden. Voprosy Virusologii. 32: 729-799.

21. Burivong P, Pattanakitsakula S-N, Thongrungkiatb S, Malasita P, Flegel TW. 2004. Markedly reduced severity of Dengue virus infection in mosquito cell cultures persistently infected with *Aedes albopictus* densovirus (AalDNV). Virology. 329: 261-269.

22. Cammisa-Parks H, Cisar LA, Kane A, Stollar V. 1992. The complete nucleotide sequence of cell fusing agent (CFA): homology between the nonstructural proteins encoded by CFA and the nonstructural proteins encoded by arthropod-borne flaviviruses. Virology. 189: 511-524.

23. Carlson J, Suchman E, Buchatsky L. 2006. Densoviruses for control and genetic manipulation of mosquitoes. Adv Virus Res. 68: 361-392.

24. Chapman HC. 1974. Biological control of mosquito larvae. Ann Rev Entomol. 19: 33-59.

25. Clark TB, Fukuda T. 1971. Field and laboratory observations of two viral diseases in *Aedes sollicitans* (Walker) in southwestern Louisiana. Mosquito News. 31: 193-199.

26. Clements AN. 2012. The biology of mosquitoes Volume 3: The transmission of viruses and interactions with bacteria. CABI. Oxfordshire, UK.

27. Colson P, De Lamballerie X, Yutin N, Asgari S, Bigot Y, Bideshi DK, Cheng XW, Federici BA, Van Etten JL, Koonin EV, La Scola B, Raoult D. 2013. "Megavirales", a proposed new order for eukaryotic nucleocytoplasmic large DNA viruses. Arch Virol. 158: 2517-2521.

28 .Crabtree MB, Sang RC, Stollar V, Dunster LM, Miller BR. 2003. Genetic and phenotypic characterization of the newly described insect flavivirus, Kamiti River virus. Arch Virol. 148: 1095-1118.

29. de Araujo Coutinho CJ, Alves R, Sanscrainte ND, de Barros Pinto Viviani A, Dos Santos PF, de Souza PA, de Carvalho-Melo IM, Becnel JJ. 2012. Ocurrence and phylogenetic characterization of a baculovirus isolated from *Culex quinquefasciatus* in Sao Paulo State, Brazil. Arch Virol. 157: 1741-1745.

30. Delhon G, Tulman ER, Afonso CL, Lu Z, Becnel JJ, Moser BA, Kutish GF, Rock DL. 2006. Genome of invertebrate iridescent virus type 3 (mosquito iridescent virus). J Virol. 80: 8439-49.

31. Federici BA. 1980. Virus pathogens of *Culicidae* (mosquitos). Bul. WHO. 55: 25-46.

32. Goenaga S, Fabbri CM, García JB, Rondán JC, Gardenal N, Calderón GE, Enria DA, Levis SM. 2014. New strains of *Culex* flavivirus isolated in Argentina. J Med Entomol. 51: 900-906.

33. Goenaga S, Kenney JL, Duggal NK, Delorey M, Ebel GD, Zhang B, Levis SC, Enría DA, Brault AC. 2015. Potential for co-Infection of a mosquito-specific Flavivirus, Nhumirim Virus, to block West Nile Virus transmission in mosquitoes. Viruses. 7: 5801-5812.

34. Gorziglia M, Botero L, Gil F, Esparza J. 1980. Preliminary characterization of virus-like particles in a mosquito (*Aedes pseudoscutellaris*) cell line (Mos. 61). Intervirology. 13: 232-240.

35. Green TB, Shapiro A, White S, Rao S, Mertens PPC, Carner G, Becnel JJ. 2006. Molecular and biological characterization of a *Cypovirus* from the mosquito *Culex restuans*. J Invertebr Pathol. 91: 27-34.

36. Gu J-B, Dong Y-Q, Peng H-J, and Xiao-Guang Chen X-G. 2010. A recombinant AeDNV containing the insect-specific toxin, BmK IT1, displayed an increasing pathogenicity on *Aedes albopictus*. Am J Trop Med Hyg. 83: 614-623.

37. Gu J, Liu M, Deng Y, Peng H, Chen X. 2011. Development of an efficient recombinant mosquito densovirus-mediated RNA interference system and its preliminary application in mosquito control. Plos One. 6: e21329.

38. Haase S, Sciocco-Cap A, Romanowski V. 2015. Baculovirus insecticides in Latin America: historical overview, current status and future perspectives. Viruses. 7: 2230-2267.

39. Hall DW, Fish DD. 1974. A baculovirus from the mosquito *Wyeomyia smithii.* J Invertebr Pathol. 23: 383-388.

40. Hirunkanokpun S, Carlson JO, Kittayapong P. 2008. Evaluation of mosquito densoviruses for controlling *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): variation in efficiency due to virus strain and geographic origin of mosqui-

toes. Am J Trop Med Hyg. 78 :784-790.
41. Hoshino K, Isawa H, Tsuda Y, Yano K, Sasaki T, Yuda M, Takasaki T, Kobayashi M, Sawabe K. 2007. Genetic characterization of a new insect flavivirus isolated from *Culex pipiens* mosquito in Japan. Virology. 359: 405-414.
42. Huang Y, Li S, Zhao Q, Pei G, An X, Guo X, Zhou H, Zhang Z, Zhang J, Tong Y. 2015. Isolation and characterization of a novel invertebrate iridovirus from adult *Anopheles minimus* (AMIV) in China. J Invertebr Pathol. 127: 1-5.
43. Jehle JA, Blissard GW, Bonning BC, Cory JS, Herniou EA, Rohrmann GF, Theilmann DA, Thiem SM, Vlak JM. 2006. On the classification and nomenclature of baculoviruses: a proposal for revision. Arch Virol. 151: 1257-1266.
44. Jousset FX, Barreau C, I3oublik Y. Cornet M. 1993. A parvo-like virus persistently infecting a C6/36 clone of *Aedes albopictus* mosquito cell line and pathogenic for *Aedes aegypti* larvae. Virus Res. 29: 99-114.
45. Kanthong N, Khemnu N, Sriurairatan S, Pattanakitsakul S-N, Malasit P, Flegel TW. 2008. Mosquito cells accommodate balanced, persistent co-infections with a densovirus and Dengue virus. Dev Comp Immunol. 32: 1063-1075.
46. Kuwata R, Isawa H, Hoshino K, Tsuda Y, Yanase T, Sasaki T, Kobayashi M, Sawabe K. 2011. RNA splicing in a new rhabdovirus from *Culex* mosquitoes. J Virol. 85: 6185-6196.
47. Kean J, Rainey SM, McFarlane M, Donald CL, Schnettler E, Kohl A, Pondeville E. 2015. Fighting Arbovirus Transmission: Natural and Engineered Control of Vector Competence in *Aedes* Mosquitoes. Insects. 6: 236-278.
48. Kent RJ, Crabtree MB, Miller BR. 2010. Transmission of West Nile virus by *Culex quinquefasciatus* say infected with *Culex Flavivirus* Izabal. Plos Negl Trop Dis. 4: e671.
49. Lacey LA, Grzywacz D, Shapiro-Ilan DI, Frutos R, Brownbridge M, Goettel MS. 2015. Insect pathogens as biological control agents: Back to the future. J Invertebr Pathol. 132: 1-41.
50. Ledermann JP, Suchman EL, Black IWC, Carlson JO. 2004. Infection and pathogenicity of the mosquito densoviruses AeDNV, HeDNV, and APeDNV in *Aedes aegypti* mosquitoes (Diptera: Culicidae). J Econ Entomol. 97: 1828-1836.
51 .Lv X, Jaafar FM, Sun X, Belhouchet M, Fu S, Zhang S, Tong S-x, Zhi Lv Z, Mertens PPC, Liang G, Attoui H. 2012. Isolates of Liao Ning virus from wild-caught mosquitoes in the Xinjiang Province of China in 2005. Plos One. 7: e37732.
52. Marina CF, Arredondo-Jiménez J, Castillo A, Williams T. 1999. Sublethal effects of iridovirus disease in a mosquito. Oecologia. 119: 383-388.
53. Marina CF, Fernández-Salas, I, Ibarra JE, Arredondo-Jiménez JI, Valle J, Williams T. 2005. Transmission dynamics of an iridescent virus in an experimental mosquito population: the role of host density. Ecol Entomol. 30: 376-382.
54. Marklewitz M, Gloza-Rausch F, Kurth A, Kümmerer BM, Drosten C, Junglen S. 2012. First isolation of an Entomobirnavirus from free-living insects. J Gen Virol. 93: 2431-2435.
55. Moreira D, López-García P. 2009. Ten reasons to exclude viruses from the tree of life. Nat Rev Microbiol. 7: 306-311.
56. Moser BA, Becnel JJ, White SE, Afonso C, Kutish G, Shanker S, Almira E. 2001. Morphological and molecular evidence that *Culex nigripalpus* baculovirus is an unusual member of the family *Baculoviridae*. J Gen Virol. 82: 283-297.
57. Mosimann ALP, Bordignon J, Mazzarotto GCA, Motta MCM, Hoffmann F, Duarte dos Santos CN. 2011. Genetic and biological characterization of a densovirus isolate that affects dengue virus infection. Mem Inst Oswaldo Cruz. 106: 285-292.
58. Mullens BA, Velten RK, Federici BA. 1999. Iridescent virus infection in *Culicoides variipennis sonorensis* and interactions with the mermithid parasite *Heleidomermis magnapapula*. J Invertebr Pathol. 73: 231-233.
59. Muttis E, Miele SA, Belaich MN, Micieli MV, Becnel JJ, Ghiringhelli PD, García JJ. 2012. First record of a mosquito iridescent virus in *Culex pipiens* L. (Diptera: Culicidae). Arch Virol. 157: 1569-1571.
60. Muttis E, Micieli MV, García JJ. 2013. *Culex pipiens* affected by joint infection of a mosquito iridescent virus and *Strelkovimermis spiculatus*. J Invertebr Pathol. 114: 295-297.
61. Nasar F, Palacios G, Gorchakov RV, Guzman H, Da Rosa AP, Savji N, Popov VL, Sherman MB, Lipkin WI, Tesh RB, Weaver SC. 2012. Eilat virus, a unique alphavirus with host range restricted to insects by RNA replication. Proc Natl Acad Sci USA. 109: 14622-14627.
62. Pauvolid-Correa A, Solberg O, Couto-Lima D, Kenney J, Serra-Freire N, Brault A, Nogueira R, Langevin S, Komar N. 2015. Nhumirim virus, a novel flavivirus isolated from mosquitoes from the Pantanal, Brazil. Arch Virol. 160: 21–27.
63. Pham HT, Jousset FX, Perreault J, Shike H, Szelei J, Bergoin M, Tijssen P. 2013. Expression strategy of *Aedes albopictus* densovirus. J Virol. 87: 9928-9932.
64. Ren X, Hoiczyk E, Rasgon JL. 2008. Viral paratransgenesis in the malaria vector *Anopheles gambiae*. PLoS Pathog. 4: e1000135.
65. Ren X, Hughes GL, Niu G, Suzuki Y, Rasgon JL. 2014. *Anopheles gambiae* densovirus (AgDNV) has negligible effects on adult survival and transcriptome of its mosquito host. Peer J. 2: e584.
66. Roekring S, Flegel TW, Malasit P, Kittayapong P. 2006. Challenging successive mosquito generations with a densonucleosis virus yields progressive survival improvement but persistent, innocuous infections. Dev Comp Immunol. 30: 878-892.
67. Rohrmann GF. 2013. Baculovirus Molecular Biology: Third Edition. National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information, obtenido de:
http://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK114593/.
68. Roossinck MJ. 2011. The good viruses: viral mutualistic symbioses. Nat Rev Microbiol. 9: 99-108.
69. Schiff LA, Nibert ML, Tyler KL. 2007. Orthoreoviruses and their replication. En: Knipe DM, Howley PM Eds. Fields Virology NY Lippincot Williams & Wilkins p. 1853-1916.
70. Schuster S, Zirkel F, Kurth A, van Cleef KW, Drosten C, van Rij RP, Junglen S. 2014. A unique nodavirus with novel features: mosinovirus expresses two subgenomic RNAs, a capsid gene of unknown origin, and a suppressor of the antiviral RNA interference pathway. J Virol. 88: 13447-13459.
71. Shapiro AM, Becnel JJ, White SE. 2004. A nucleopolyhedrovirus from *Uranotaenia sapphirina* (Diptera: Culicidae). J Invertebr Pathol. 86: 96-103.
72. Shapiro A, Green T, Rao S, White S, Carner G, Mertens PP, Becnel JJ. 2005. Morphological and molecular characterization of a *Cypovirus* (Reoviridae) from the mosquito *Uranotaenia sapphirina* (Diptera: Culicidae). J Virol. 79: 9430-9438.
73. Siefert JL. 2009. Defining the mobilome. Methods Mol Biol. 532: 13-27.
74. Stiles B, Dunn PE, Paschke JD. 1983. Histopathology of a nuclear polyhedrosis infection in *Aedes epactius* with observations in four additional mosquito species. J Invertebr Pathol. 41: 191-202.
75. Suchman E, Carlson J. 2004. Production of mosquito densonucleosis viruses by *Aedes albopictus* C6/36 cells adapted to suspension culture in serum-free protein-free media. In Vitro Cell Dev Biol Anim. 40: 74-75.
76. Suchman EL, Kononko A, Plake E, Doehling M, Kleker B, Black WC, Buchatsky L, Carlson J. 2006. Effects of AeDNV infection on *Aedes aegypti* lifespan and reproduction. Biol Control. 39: 465-473.
77. Suzuki Y, Niu G, Hughes GL, Rasgon JL. 2014. A viral over-expression system for the major malaria mosquito *Anopheles gambiae*. Sci Rep. 4: 5127.
78. Vendeville A, Ravallec M, Jousset FX, Devise M, Mutuel D, López-Ferber M, Fournier P, Dupressoir T, Ogliastro M. 2009. Densovirus infectious pathway requires clathrin-mediated endocytosis followed by trafficking to the nucleus. J Virol. 83: 4678-4689.
79. Walker T, Jeffries CL, Mansfield KL, Johnson N. 2014. Mosquito cell lines: history, isolation, availability and application to assess the threat of arboviral transmission in the United Kingdom. Parasit Vectors. 7: 382.
80. Ward TW, Jenkins MS, Afanasiev BN, Edwards M, Duda BA, Suchman E, Jacobs-Lorena M, Beaty BJ, Carlson JO. 2001. *Aedes aegypti* transducing densovirus pathogenesis and expression in *Aedes aegypti* and *Anopheles gambiae* larvae. Insect Mol Biol. 10: 397-405.
81. Wang L, Lv X, Zhai Y, Fu S, Wang D, Rayner S, Tang Q, Liang G. 2012. Genomic characterization of a novel virus of the family *Tymoviridae* isolated from mosquitoes. Plos One. 7: e39845.
82. Wei W, Shao D, Huang X, Li J, Chen H, Zhang Q, Zhang J. 2006. The pathogenicity of mosquito densovirus (C6/36DNV) and its interaction with dengue virus type II in *Aedes albopictus*. Am J Trop Med Hyg. 75: 1118-1126.
83. Williams T. 1996. The Iridoviruses. En: Maramorosch K, Murphy F, Shatkin A, eds. Advances in Virus Research. New York: Academic Press. p 345-412.
84. Williams T. 2008. Natural invertebrate hosts of iridoviruses (Iridoviridae). Neotr Entomol. 37: 615-632.
85. Wise de Valdez MR, Suchman EL, Carlson JO, Black WC. 2010. A large scale laboratory cage trial of *Aedes* densonucleosis virus (AeDNV). J Med Entomol. 47: 392-399.
86. Zhang H, Zhang J, Yu X, Lu X, Zhang Q, Jakana J, Chen DH, Zhang X, Zhou ZH. 1999. Visualization of protein-RNA interactions in cytoplasmic polyhedrosis virus. J Virol. 73: 1624-1629.

Bacterias como agentes de control biológico de poblaciones de mosquitos

Corina M. **Berón**
Leonardo M. **Díaz-Nieto**
J. Nicolás **Lazarte**
Rocio P. **Lopez**

Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Biotecnología (INBIOTEC) - CONICET y Fundación para Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA). Mar del Plata, Buenos Aires.

cberón@fiba.org.ar
leomdn@gmail.com
nlazarte@fiba.org.ar
rociolopez@fiba.org.ar

Una alternativa al uso de insecticidas sintéticos para el control de poblaciones de mosquitos vectores de diversas enfermedades lo constituyen algunos grupos de bacterias. Entre ellas, las bacterias entomopatógenas, tales como *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* Goldberg y Margalith (Bti) y *Lysinibacillus sphaericus* (Meyer y Neide) han sido las más estudiadas y son ampliamente utilizadas en los programas de control de estos vectores. Estas bacterias son específicamente tóxicas contra especies de las familias Culicidae y Simuliidae a partir de dosis relativamente bajas cuando son ingeridas por estadios larvales de insectos susceptibles, y a partir de ellas se han diseñado diferentes productos formulados, disponibles comercialmente para su uso tanto doméstico como a mayor escala. Existen algunos reportes sobre algunas otras especies bacterianas que han presentado cierta toxicidad contra algunas especies de mosquitos; sin embargo, la información es escasa. Por otro lado, *Wolbachia pipientis* Hertig, α-proteobacteria, endosimbionte obligatoria, identificada originariamente en ovarios de mosquitos del género *Culex*, tiene la capacidad de manipular la sexualidad y/o la reproducción de los insectos, por lo que se está estudiando como posible agente de control de poblaciones de mosquitos. Adicionalmente, a nivel mundial se está analizando la posibilidad de manipular la microbiota presente en los sistemas digestivos de mosquitos ya sea para incorporar moléculas tóxicas contra los mismos, o para la eliminación de aquellos microorganismos indispensables para la digestión de nutrientes necesarios para el desarrollo del insecto. En este capítulo se analizan las características principales de cada uno de estos grupos bacterianos exclusivamente para su aplicación en el manejo de poblaciones de mosquitos.

Bacterias Entomopatógenas: *Bacillus thuringiensis*

Bacillus thuringiensis Berliner comprende un grupo de bacterias aeróbicas, Gram positivas formadoras de esporas y capaces de formar cristales de naturaleza proteica durante la esporulación, en la fase estacionaria de su ciclo celular (Fig. 1). La formación de esta inclusión cristalina, llamada cristal o cuerpo paraesporal, constituye la principal diferencia fenotípica de esta bacteria con respecto a otras especies del género *Bacillus*. Fue caracterizada inicialmente como patógena de insectos del orden Lepidoptera, aunque posteriormente se demostró su toxicidad contra insectos de otros ordenes como Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, y otros, así como de nematodos, ácaros y otros invertebrados (Vega y Kaya, 2012; Adang *et al.*, 2014).

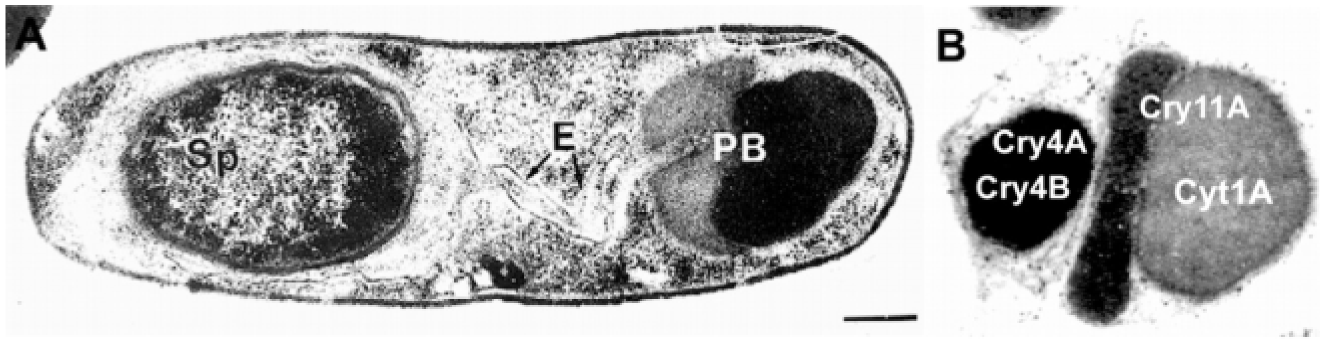


Figura 1. *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis*. Cortesía del Dr. Brian Federici, Universidad de California, Riverside, USA. A) Esporangio, Sp: espora, PB: cuerpo paraesporal, E: exosporio. B) Detalle de las proteínas Cry que componen el cuerpo paraesporal.

En particular, *B. thuringiensis* subsp. *israelensis*, aislada en 1976 en el desierto de Negev en Israel, fue la primera subespecie de esta bacteria que demostró presentar actividad tóxica contra larvas de dípteros (Federici *et al*., 2010), a pesar de que han sido aisladas otras subespecies mosquitocidas tales como *B. thuringiensis* subsp. *medellin* (Orduz *et al*., 1992), *B. thuringiensis* subsp. *jegathesan* (Kawalek *et al*., 1995), *B. thuringiensis* subsp. *fukuokaensis* (Yu *et al*., 1991) y otras que no han sido desarrolladas para su uso comercial.

Bti posee ocho plásmidos entre los que se encuentra un megaplásmido de aproximadamente 128 Kb denominado pBtoxis, que ha sido completamente secuenciado y donde se localizan los genes codificantes de las proteínas (o δ-endotoxinas) que forman el complejo cuerpo paraesporal (Berry *et al*., 2002). Estos genes se expresan comúnmente en la fase estacionaria del ciclo celular de la bacteria, siendo dependientes de la esporulación y sus productos son acumulados en la célula madre formando una inclusión cristalina que representa entre el 20 al 30 % del peso seco de un cultivo esporulado. El cristal de Bti está formado por cuatro proteínas Cry (Cry4Aa, Cry4Ba, Cry11Aa, Cry10Aa); dos proteínas citolíticas, también llamadas Cyt (Cyt1Aa y Cyt2Ba) y algunas otras proteínas vinculadas con la toxicidad, la formación y mantenimiento de la estructura del cristal y en la mejora de la viabilidad celular. La mayor parte de estas proteínas actúan a nivel del intestino medio, cuando el cristal ingresa al sistema digestivo del insecto (Berry *et al*., 2002; Ben-Dov, 2014).

Genes *cry*

La primer secuencia nucleotídica determinada para un gen *cry* fue publicada en 1985, a partir de DNA de la cepa HD1 de la subespecie *kurstaki* (Vega y Kaya, 2012). Höfte y Whiteley (1989) presentaron un sistema de nomenclatura basado en homologías de secuencias y espectro de acción insecticida de las proteínas codificadas por los genes *cry* (Tabla 1). Sin embargo, este criterio de clasificación presentó algunos inconvenientes ya que no existe una relación simple entre secuencia y espectro insecticida.

Tabla 1. Clasificación de las proteínas Cry según Höfte y Whiteley (1989).

Proteína	Morfología del cristal	Taxones blanco con actividad tóxica demostrada
CryI	Bipiramidal	Lepidoptera
CryII	Cúbico	Diptera - Lepidoptera
CryIII	Romboidal	Coleoptera
CryIV	Amorfo	Lepidoptera
CryV	Amorfo	Coleoptera
CryVI	Alargado	Nematodo

Para solucionar este problema, Crickmore *et al*. (1998), introdujeron un nuevo sistema de nomenclatura basado en las secuencias completas deducidas de aminoácidos de las proteínas cristal, obtenidas a partir de las secuencias nucleotídicas determinadas por medio de la secuenciación de sus genes correspondientes. Inicialmente el sistema clasificó 169 secuencias en 28 clases Cry y 2 clases Cyt, en base a un árbol filogenético. El nombre de cada toxina está caracterizado por 4 rangos dependiendo de su posición en la filogenia, por ejemplo Cry1Aa1 (Crickmore *et al*., 1998). Como resultado de los programas de selección de nuevas cepas de *B. thuringiensis* se ha logrado secuenciar nuevos genes codificantes de toxinas insecticidas, confirmando claramente que las proteínas cristal se agrupan en forma independiente de otro tipo de toxinas, como las Cyt y, dentro de esa agrupación, se dividen en grupos con homologías diferentes. Actualmente la base de secuencias cuenta con más de 750 genes *cry* agrupados en 74 tipos diferentes (Crickmore *et al*., 2014).

Proteínas Cry

Los distintos tipos de proteínas Cry son secuencialmente muy diferentes, a pesar de ello cuando se las compara por medio de alineamientos de sus secuencias aminoacídicas se puede detectar la presencia de cinco bloques de secuencias conservadas en la mayoría de ellas (Adang *et al*., 2014) y

tanto su estructura tridimensional como su modo de acción es sumamente similar; aun así, son extremadamente específicas en cuanto a su toxicidad. En la Tabla 2 se detallan las toxinas Cry con actividad mosquitocida que se conocen hasta la fecha.

Tabla 2. Toxinas Cry con actividad tóxica contra mosquitos.

Toxina	Subespecie y/o Cepa	Especie blanco con actividad tóxica demostrada: *Aedes aegypti* [a]	*Anopheles albimanus*	*Anopheles gambiae*	*Anopheles quadrimaculatus*	*Anopheles stephensi*	*Culex quinquefasciatus* [a]	*Culex pipiens* [a]	*Culex pipiens pallens* (L.)
Cry1Ab7	Bt *aizawai* Ic1	*							
Cry1Ca2	Bt *aizawai* 7.29	*		*			*		
Cry2Aa1	Bt *kurstaki* HD-1	*			*			*	
Cry2Aa2	Bt *kurstaki* HD-1	*					*		
Cry2Aa4	Bt *kenyae* HD-549	*				*	*		
Cry2Ab1	Bt *kurstaki* HD1	*		*					
Cry4Aa1	Bt *israelensis*	*		*		*		*	
Cry4Ba1	Bt *israelensis* 4Q2-72	*		*		*	*	*	
Cry4Ba2	Bt *israelensis*	*							
Cry4Cb1	Bt HS18-1	*							
Cry10Aa1	Bt *israelensis*	*							
Cry11Aa1	Bt *israelensis* ONR-60A	*							
Cry10Aa2	Bt *israelensis*	*	*			*	*	*	
Cry11Ba1	Bt *jegathesan* 367	*	*			*	*	*	
Cry11Bb1	Bt *medellin*	*	*				*		
Cry16Aa1	Cb *malaysia* Ch18	*				*		*	
Cry19Aa	Bt *jegathesan* 367	*				*		*	
Cry19Ba1	Bt *higo*					*		*	
Cry20Aa1	Bt *fukuokaensis*	*							
Cry24Ca1	Bt FCC-41	*							
Cry27Aa1	Bt *higo*					*			
Cry30Fa1	Bt Mc28	*							
Cry30Ga1	Bt HS18-1	*							
Cry32Ba1	Bt	*							
Cry32Ca1	Bt	*							
Cry32Da1	Bt	*							
Cry39Aa1	Bt *aizawai*					*		*	
Cry44Aa1	Bt *entomocidus* INA288	*				*			*
Cry48Aa1+Cry49Aa1	Ls IAB59	*					*		
Cry52Ba1	Bt BM59-2	*							
Cry54Aa1	Bt BtMc28	*							
Cry56Aa1	Bt Ywc2-8	*							
Cry69Aa1	Bt *sichuansis* Mc28						*		

a: Especies presentes en Argentina.

Existen dos grupos de estas proteínas, uno formado por moléculas de alta masa molecular relativa (M_r), como las Cry4, Cry10 y otras, de alrededor de 170 kDa que poseen una región C-terminal conservada, de aproximadamente la mitad de la secuencia completa y que participa en la formación de la estructura tridimensional a través de enlaces disulfuro inter e intramoleculares. A su vez, estos enlaces disulfuro son responsables de la solubilización de estas protoxinas a pHs altamente alcalinos. Las proteínas Cry de baja M*r*, tales como las Cry11 de Bti o Cry2, Cry19 y otras de diversas subespecies son de alrededor de 70 kDa, no poseen el dominio C-terminal y por lo tanto requieren asistencia durante el proceso de cris-

talización. De manera tal que por ejemplo, la protoxina Cry11Aa se organiza en un operón con las proteínas adicionales P19 y P20 que juegan un papel fundamental en la promoción de la formación del cristal y la mejora de la viabilidad celular, probablemente actuando como chaperonas (Berry *et al*., 2002; Ben-Dov, 2014).

El nivel de toxicidad de las protoxinas Cry dependerá directamente de la capacidad del insecto blanco de activarlas a través del clivado por medio de proteasas presentes en el intestino medio. La estructura tridimensional de una proteína Cry activa (Cry3A) fue determinado por primera vez por medio de cristalografía por rayos X por Li *et al*. (1991) a partir de *B. thuringiensis* subsp. *tenebrionis*, determinando la presencia de tres dominios. Esta estructura básica ha sido descripta también para las proteínas Cry4A y Cry4B (Boonserm *et al*., 2005; 2006), así como para otras toxinas de esta familia. El dominio I, de la región N-terminal, está compuesto por siete a-hélices, de las cuales una de ellas se encuentra completamente rodeada de las otras seis. El dominio II, está formado por tres láminas b antiparalelas que rodean un centro hidrofóbico y tres bucles (*loops*) que exponen sus superficies en la región de los vértices, estas regiones expuestas de la toxina serían responsables de la unión al receptor presente en el insecto blanco. El dominio III está formado por dos láminas antiparalelas (Fig. 2).

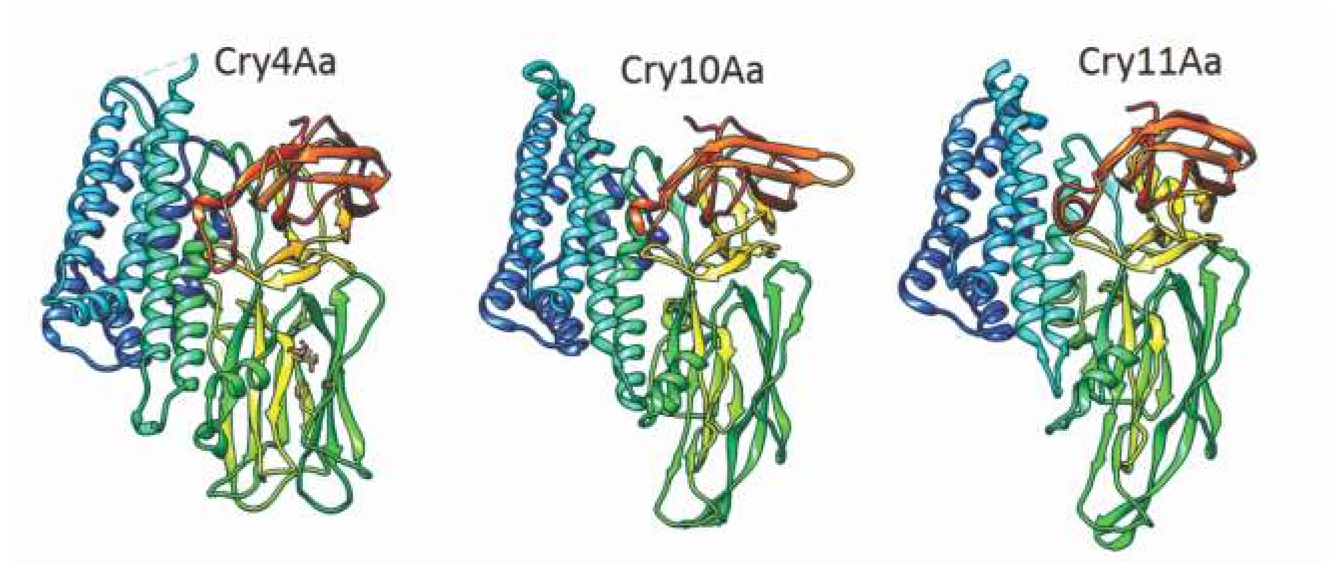


Figura 2. Estructura tridimensional de proteínas Cry. Proteína cristalizada Cry4Aa (PDB: 2C9K). Cry10Aa y Cry11Aa modelado teórico obtenido por medio del programa Phyre2 (Kelley *et al*., 2015). Visualizados en UCSF Chymera (Pettersen *et al*., 2004).

Basándose en la estructura de tres dominios de las proteínas Cry1Aa y Cry3A se ha sugerido que las hélices del dominio I serían responsables de la formación del poro en la membrana intestinal por analogía con la estructura principal en la formación de poros de membrana en las toxinas de difteria y colicina A. El dominio II cumpliría una función importante en la unión al receptor y el dominio III jugaría un papel crítico en la integridad estructural de la toxina, así como también estaría involucrada en la unión al receptor y a la formación del poro (de Maagd *et al*., 2003). Investigaciones recientes indican que los poros formados por las toxinas de *B. thuringiensis* son el resultado del ensamble de moléculas de toxina agrupadas con una estequiometría constante, al menos bajo condiciones experimentales determinadas. Estas estructuras oligoméricas se formarían después de la unión al receptor y antes de la inserción a la membrana y esto ocurriría de forma similar en las distintas toxinas Cry a pesar de la baja similitud de sus secuencias (Likitvivatanavong *et al*., 2006; Adang *et al*., 2014).

Se ha demostrado que las toxinas activas Cry4 y Cry11A se unen a las regiones apicales de las microvellosidades de las células del intestino medio, así como en los ciegos gástricos y en la región posterior del estómago en larvas de *Anopheles* (*Cellia*) *gambiae* Giles, estas toxinas así como la proteína activa Cry4Aa se unen también a las microvellosidades de las células del intestino medio de *Aedes aegypti*. En particular, la actividad mosquitocida específica de las toxinas activadas Cry4Aa y Cry4Ba estaría asociada a las diferencias estructurales tanto de sus dominios II como de los diferentes sitios de unión en los receptores del insecto blanco, de manera tal que los *loops* 2 y 3 de Cry4Aa serían los responsables de la toxicidad contra especies de los géneros *Aedes*, *Anopheles* y *Culex*, mientras que los *loops* 1 y 2 de la toxicidad de Cry4Ba contra *Anopheles* y *Aedes* (Ben-Dov, 2014). Se ha observado que la unión de la

toxina Cry4Aa al receptor difiere de otras proteínas Cry ya que contiene múltiples subsitios distribuidos en los dominios II y III que cooperan en esta unión. Por otro lado, se cree que tanto la toxina Cry4Aa como la Cry4Ba forman estructuras triméricas tanto en soluciones acuosas como en monocapas lipídicas, lo que facilitaría la inserción de las α-hélices del dominio I en la membrana de las células intestinales del insecto. Cry4Ba activada proteolíticamente *in vitro* también puede formar oligómeros preporo con capacidad de perforar y formar canales iónicos estables incluso sin el apoyo de los receptores (Boonserm *et al*., 2005; 2006). La estructura tridimensional de Cry11Aa aún no se conoce.

Modo de acción de las proteínas Cry

El modo de acción de las proteínas cristal ha sido estudiado principalmente en la proteína del tipo Cry1A. Basándose en los datos disponibles se puede presentar el siguiente modelo como patrón de toxicidad general, también conocido como Modelo Clásico: ingestión de cristales por un insecto susceptible; disolución de los cristales y liberación de la protoxina; activación proteolítica de la protoxina resultando un fragmento tóxico resistente a proteasas; pasaje de este fragmento tóxico activo a través de la membrana peritrófica en el intestino del insecto; unión de la toxina a una proteína de unión específica (el receptor), presente en las células epiteliales de las microvellosidades del intestino medio; formación de oligómeros por parte de toxinas activas; inserción de las toxinas o parte de ellas dentro de la membrana celular; formación de canales iónicos; colapso del potencial transmembrana y lisis osmótica de las células, finalizando con la muerte del insecto (Adang *et al*., 2014). La alcalinidad y la presencia de agentes reductores presentes en el intestino medio de larvas susceptibles son los factores principales que contribuyen a la solubilización del cristal. La capacidad de solubilizar proteínas Cry a distintos pHs es una de las determinantes de la especificidad de acción de algunas toxinas. En el caso particular de la protoxinas mosquitocidas, el proceso de activación difiere del modelo descripto para toxinas activas contra lepidópteros, como Cry1A, ya que por ejemplo en el caso particular de la protoxina de 70 kDa Cry11Aa, la activación proteolítica implica la eliminación de 28 residuos del extremo N-terminal y en una etapa posterior el clivado de la molécula dando como resultado dos fragmentos de 34 y 32 kDa, estos fragmentos son tóxicos únicamente si se mantienen asociados. Algo similar ocurre con la protoxina de 130 kDa Cry4Ba, que como resultado de la activación proteolítica, además de la eliminación de los fragmentos N- y C-terminal, produce dos fragmentos de 46 y 18 kDa (Bravo *et al*., 2007) que serían esenciales para la actividad tóxica contra larvas de *Culex pipiens* y *Culex quinquefasciatus*.

El proceso descripto anteriormente es el más reconocido y difundido; sin embargo, los mecanismos por los cuales ocurre la unión a la membrana intestinal, la formación del oligómero y la formación del poro aún se encuentran en discusión. Uno de los modelos más aceptados actualmente es el Modelo de Unión Secuencial, que propone una compleja secuencia de eventos que involucra múltiples receptores para explicar la formación de poros en la membrana intestinal. De manera tal, que la toxina Cry activa se uniría a receptores (una aminopeptidasa N [APN] o una fosfatasa alcalina [ALP]), que se encuentran anclados en la membrana intestinal a través de un grupo glicosil-fosfatidil-inositol (GPI). Posteriormente, una vez que los monómeros de la toxina interactúan con el receptor GPI, los mismos son transferidos a un receptor tipo cadherina que promueve una proteólisis adicional del extremo amino terminal. Finalmente, este complejo interactuaría con el receptor GPI-APN produciendo la inserción a la membrana y la formación del poro, con la consecuente formación de canales iónicos (Ben-Dov, 2014).

Por otro lado, Zhang *et al*. (2006) ha propuesto el Modelo de Vía de Señalización, que cuestiona la secuencia de los eventos descriptos anteriormente sugiriendo que la formación de poros no jugaría un papel esencial, sino que los monómeros de las toxinas Cry interactuarían con el receptor cadherina que estaría acoplado a una vía de señalización dependiente de iones Mg+ que activarían una vía de señalización intracelular. Esta combinación de factores llevaría a la muerte celular. Adicionalmente se ha propuesto que el modo de acción de estas toxinas involucraría en realidad a una combinación de los dos modelos detallados anteriormente (Adang *et al*., 2014). Los modelos propuestos se resumen en la Fig. 3.

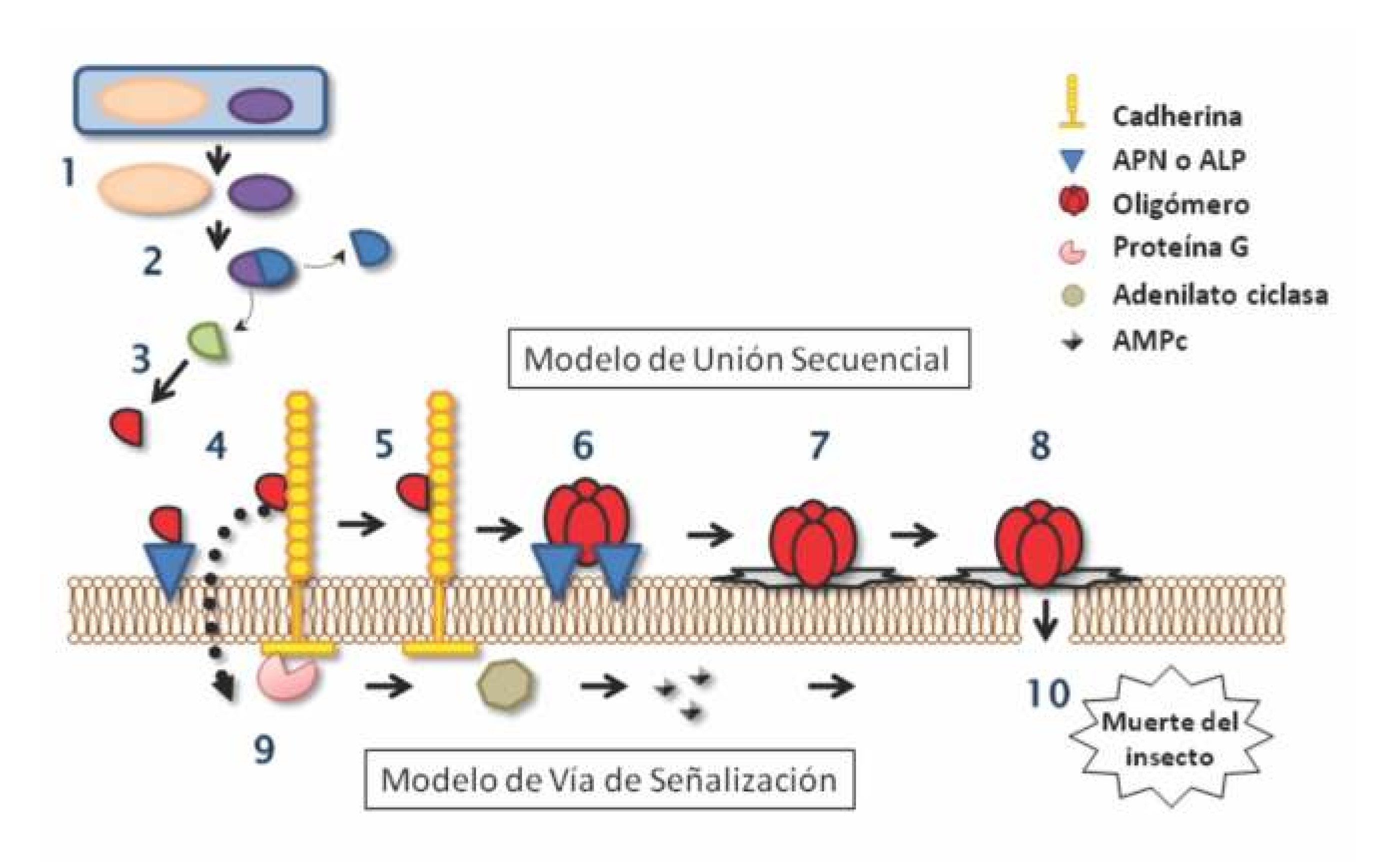


Figura 3. Modo de acción de las proteínas Cry. 1) Separación del complejo espora cristal. 2) Solubilización de los cristales (en violeta) y liberación de la protoxina (en verde). 3) Activación proteolítica de la protoxina (en rojo) resultando un fragmento tóxico resistente a proteasas. 4) Esta toxina activa puede iniciar su acción según el Modelo de Unión Secuencial, donde se produce la unión a un receptor específico aminopeptidasa N (APN), fosfatasa alcalina (ALP) o cadherina. 5) La unión al receptor cadherina inicia la formación de la estructura preporo (oligómeros). 6) Unión a receptor aminopeptidasa (como GPI–APN o GPI–ALP) que promueve la inserción de las toxinas o parte de ellas dentro de la membrana celular. 7) Inserción del oligómero en la membrana plasmática. 8) Formación de canales iónicos con el consiguiente colapso del potencial transmembrana y lisis osmótica de las células. 9) Por otro lado, el Modelo de vía de señalización propone que la toxina activa al unirse al receptor cadherina (paso 4) resulta en la activación intracelular de la proteína G y de otros factores como la adenilato ciclasa y AMPc (adenosín monofosfato cíclico) en una cascada de señalización dependiente de iones Mg+. 10) Ambos modelos finalizan con la muerte del insecto (Adaptado de Soberón *et al*., 2012; Pardo-Lopez *et al*., 2013; Adang *et al*., 2014).

Receptores de proteínas Cry

Existen numerosos trabajos sobre la naturaleza del sitio de unión de las proteínas Cry en intestinos de muchos insectos, de manera tal que se han podido identificar diferentes tipos de moléculas como proteínas de unión o receptores. Particularmente en mosquitos, se ha demostrado que proteínas tipo APN y ALP, ancladas a moléculas de GPI presentes en las membranas de las células epiteliales del intestino medio de larvas de *Ae. aegypti* serían los receptores de Cry4Ba (Adang *et al*., 2014; Ben-Dov, 2014), también se han detectado α-amilasas como sitios de unión en las vesículas de las microvellosidades de las células del intestino medio de *Anopheles albimanus* Wiedemann (Fernández-Luna *et al*., 2010) y recientemente se ha descripto una proteína tipo cadherina como molécula receptora en *An. gambiae* (Adang *et al*., 2014). Por otro lado, se han identificado como putativos receptores de Cry11Aa GPI-APN, GPI-APL, cadherinas, α-amilasas y α-glucosidasas (Adang *et al*., 2014; Ben-Dov, 2014).

Las APNs y ALPs son enzimas ubicuas en intestinos, se encuentran unidas a las membranas de las células epiteliales por medio de un ancla de GPI, y conjuntamente con otras enzimas, actúan en la digestión de proteínas derivadas de la dieta del insecto. Las α-amilasas y las α-glucosidasas son enzimas digestivas que catalizan la hidrólisis de almidón y la hidrólisis de enlaces glucosídicos respectivamente. Tanto las APNs y ALPs como las α-amilasas funcionan como moléculas de unión a proteínas Cry de una gran variedad de insectos (Likitvivatanavong *et al*., 2011). Por otro lado, las cadherinas son una familia de proteínas de adhesión célula-célula, calcio-dependientes, importantes para la diferenciación y la estructura de tejidos. Son glicoproteínas transmembrana con distribución específica en los tejidos. Las primeras investigaciones realizadas por Francis y Bulla (1997) demostraron que las proteínas Bt-R1 tipo cadherinas de *Manduca sexta* (Linnaeus) se unen a proteínas Cry1Aa, Cry1Ab

y Cry1Ac, sin lograr determinar su función. Posteriormente fue sugerido que las proteínas Bt-R1 tipo cadherinas inducen cambios en la conformación de Cry1Ab que permitiría la formación de un oligómero proteico tóxico preporo (Gómez *et al.*, 2002). Recientemente también se ha demostrado que son proteínas de unión a toxinas Cry mosquitocidas (Likitvivatanavong *et al.*, 2011).

La principal amenaza para el uso de toxinas Cry en el control de poblaciones de insectos es la aparición de resistencia por parte de los mismos, se ha demostrado que el mecanismo de emergencia de la resistencia está dado principalmente por la alteración de los sitios de unión a las toxinas Cry, en las membranas de las células intestinales de las larvas de los insectos susceptibles (Ferré y Van Rie, 2002). Experimentos en sistemas *in vitro* han indicado en muchos casos la correlación entre la afinidad de unión de la toxina y la actividad insecticida, determinando que una alta toxicidad se corresponde con más cantidad de sitios de unión y mayor afinidad, y lo contrario para toxinas menos activas (de Maagd *et al.*, 2003).

Proteínas Cyt

Hasta el momento solo se ha determinado la estructura de las toxinas Cyt1Aa, Cyt2Aa y Cyt2Ba que presentan topología similar, están formadas por un dominio α-β simple compuesto por dos capas exteriores de α-hélices que rodean láminas β (Fig. 4). Estas proteínas son sintetizadas por la bacteria también como protoxinas que deben ser solubilizadas en el intestino del insecto y proteolíticamente activadas por las proteasas presentes en el intestino medio, produciendo entonces la toxina activa de 25 kDa. En la Tabla 3 se detallan las toxinas Cyt con actividad mosquitocida descriptas hasta la fecha.

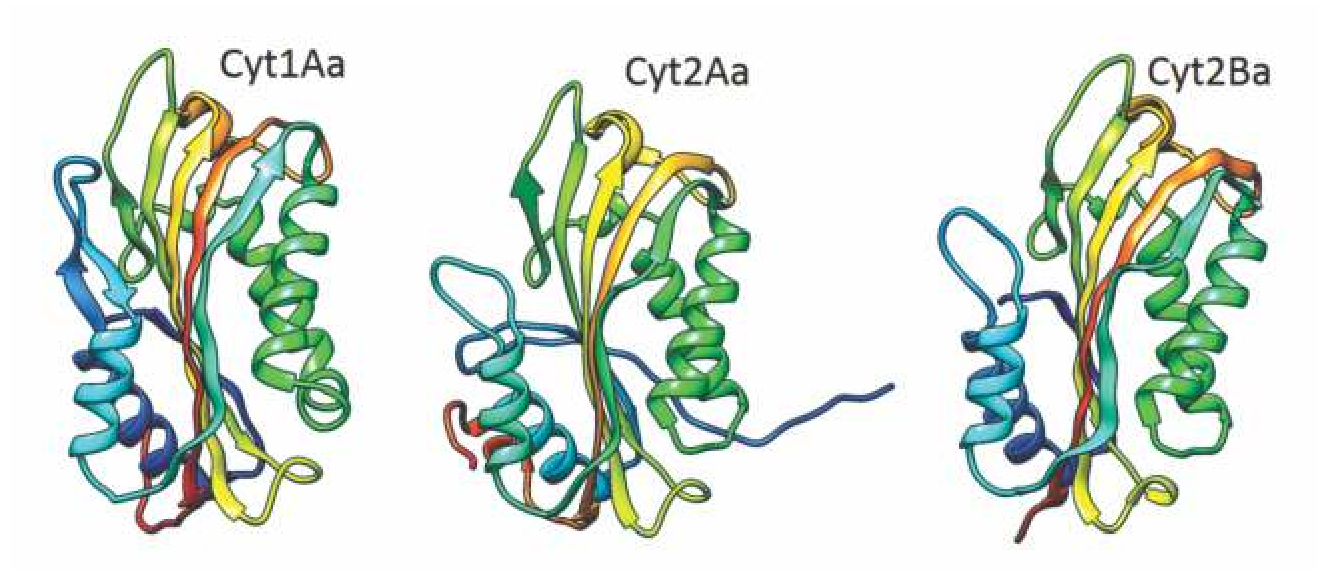


Figura 4. Estructura tridimensional de las proteínas cristalizadas Cyt1Aa (PDB: 3RON), Cyt2Aa (PDB: 1CBY) y Cyt2Ba (PDB: 2RCI). Visualizados en UCSF Chymera (Pettersen *et al.*, 2004).

Las toxinas Cyt activas tienen actividad insecticida *in vivo* y actividad citolítica *in vitro* contra diversos cultivos celulares, también producen hemólisis de eritrocitos. Con excepción de la toxina Cyt1Ca, cuya toxicidad aún no se ha determinado, las toxinas Cyt tienen un importante rol en la actividad tóxica de las subespecies mosquitocidas de *B. thuringiensis*, ya que presentan sinergia con algunas toxinas Cry. Por otro lado, se ha demostrado que la proteína Cyt1Aa es capaz de revertir la resistencia contra toxinas como Cry4 o Cry11 por parte de poblaciones de *Cx. quinquiefasciatus* resistentes seleccionadas en laboratorio (Wirth, 2010).

Modo de acción de toxinas Cyt

A diferencia de lo que ocurre con las proteínas Cry, las toxinas Cyt no se unen a receptores específicos, sino que tienen una fuerte afinidad de unión a los ácidos grasos insaturados que componen la membrana de las células epiteliales del intestino medio de dípteros. Se cree que la cantidad de fosfolípidos insaturados presentes en algunas especies de este orden de insectos, mucho mayor que en otros grupos, podría ser la razón para que las toxinas Cyt tengan una mayor afinidad con las células intestinales de mosquitos *in vivo*. Esto implica un modo específico de acción diferente al de las toxinas Cry, que aún está en discusión (Ben-Dov, 2014).

Tabla 3. Toxinas Cyt con actividad tóxica contra mosquitos.

		Especie blanco con actividad tóxica demostrada				
Toxina	**Subespecie y/o Cepa**	*Aedes aegypti* [a]	*Anopheles gambiae*	*Anopheles stephensi*	*Culex quinquefasciatus* [a]	*Culex pipiens* [a]
Cyt1Aa1	Bt *israelensis*	*		*	*	*
Cyt1Aa2	Bt *israelensis*	*	*			*
Cyt1Aa4	Bt *morrisoni* Pg14	*			*	
Cyt1Ab1	Bt *medellin*	*		*		*
Cyt2Aa1	Bt *kyushuensis*	*	*			*
Cyt2Aa2	Bt *darmstadiensis* 73E10	*			*	
Cyt2Ba1	Bt *israelensis* 4Q2	*		*	*	*
Cyt2Bc1	Bt *medellin*	*		*	*	*

a: Especies presentes en Argentina.

Para describir el modo de acción de las toxinas Cyt se han propuesto dos modelos diferentes, que no serían excluyentes uno del otro. Por un lado se encuentra el modelo que plantea que la toxina, previamente activada por proteasas intestinales, se uniría a la membrana de la célula intestinal como un monómero que sufriría cambios posteriores en su conformación. Como resultado de ello, la región C-terminal se insertaría en la membrana, mientras que la región N-terminal quedaría expuesta al exterior de la misma. La oligomerización de las moléculas en la superficie de la membrana y la posterior penetración en ella daría como consecuencia la producción de poros en la misma, dando como resultado la disrupción celular. Por otro lado, de acuerdo al modelo de mecanismo de ruptura de la membrana tipo detergente, la toxina Cyt se adsorbería sobre la superficie de la membrana celular en forma de agregados provocando la inestabilidad en el embalaje de los lípidos que la componen (Soberón *et al*., 2013).

Sinergismo entre toxinas Cry y Cyt

Las distintas proteínas mosquitocidas difieren tanto en su nivel de actividad como en su especificidad contra las distintas especies de mosquitos, por ejemplo, las toxinas Cry4Aa y Cyt1Aa presentan mayor toxicidad contra especies del género *Culex* que contra *Aedes*, o a la inversa como ocurre con las toxinas Cry4Ba y Cry11Aa. Ensayos realizados en condiciones de laboratorio han demostrado que diferentes combinaciones de toxinas expresados en una bacteria recombinante pueden tener efectos sinérgicos (Federici *et al*., 2007; Elleuch *et al*., 2015). Esto también ocurre si se combinan toxinas de una cepa de *L. sphaericus* (Ls) con la proteína Cyt1Aa de Bti contra mosquitos-Ls resistentes, recuperando de esta manera la actividad mosquitocida (Federici *et al*., 2007; Wirth, 2010). Trabajos recientes han confirmado que cuando Cyt1Aa se introduce en la membrana celular sufre cambios en su conformación dando como resultado una alta afinidad con la toxina Cry11Aa actuando como receptor, promoviendo la oligomerización de la misma y aumentando su actividad tóxica (Cantón *et al*., 2014). Por otra parte,

estudios sobre elementos regulatorios involucrados en la síntesis de toxinas, permitieron demostrar que se puede manipular Bti y aumentar significativamente la expresión de sus toxinas (Federici *et al*., 2010).

Formulados comerciales a base de *B. thuringiensis*

Los productos basados en *B. thuringiensis* han sido empleados desde 1933, siendo Francia el primer país en comercializarlo a partir de 1938. Sin embargo, su uso comercial no fue exitoso hasta la década de los '50, cuando se desarrolló la nueva tecnología de la fermentación en cultivo líquido sumergido en condiciones aeróbicas, para producir preparaciones a base de complejo espora-cristal. Las primeras formulaciones disponibles para pruebas a campo en el mercado en los EEUU datan de 1958, y ya en 1961 *B. thuringiensis* subsp. *kurstaki* se empleaba como bioinsecticida para el control de lepidópteros susceptibles. Para mediados de los años '70 el mercado estaba dominado por la cepa HD-1, y se asumía que los lepidópteros eran los únicos insectos blanco al ataque de esta bacteria. A partir de los descubrimientos, en 1976, de *B. thuringiensis* subsp. *israelensis*, tóxica contra larvas de mosquitos y simúlidos, y de *B. thuringiensis* subsp. *tenebrionis*, en 1983, tóxica contra algunos ordenes de coleópteros, se abrieron nuevos mercados y aumentó considerablemente el interés por obtener nuevos aislamientos de la bacteria que permitan el aumento del espectro de acción (Vega y Kaya, 2012).

En la actualidad la única subespecie de *B. thuringiensis* con actividad mosquitocida que se utiliza en forma comercial es la subespecie *israelensis* (Vega y Kaya, 2012). Los productos basados en esta bacteria son formulados del complejo espora-cristal, generalmente presentados como líquidos concentrados que deben ser resuspendidos en agua, gránulos dispersables o anillos de liberación constante que flotan en los cuerpos de agua. Los formulados comerciales a base de esta bacteria presentan como desventajas que tienen una vida media corta debido a la inactivación de las toxinas por acción de las condiciones ambientales adversas, tales como alta temperatura o exposición a radiación ultravioleta, las partículas se pueden hundir hasta el fondo del cuerpo de agua donde es aplicado, o pueden ser adsorbidas sobre las partículas de limo y materia orgánica y en consecuencia aumentar su tamaño de tal forma que no puedan ser ingeridos por larvas de mosquitos, también pueden ser consumidas por otros organismos no blanco (Ben-Dov, 2014). Para superar algunos de estos inconvenientes se han desarrollado algunas investigaciones dirigidas a la generación de organismos genéticamente modificados, en los que han sido introducidos algunos genes *cry* o *cyt* individualmente o combinados en varias especies de bacterias y otros microorganismos, pero no han tenido éxito comercial. En particular y solo para mencionar un ejemplo, se han obtenido cianobacterias modelo, genéticamente modificadas, que expresan toxinas de tipo Cry4 y Cry11 (Khasdan *et al*., 2003; Ketseoglou y Bouwer, 2012). Algunas de ellas han sido patentadas en EEUU en los años 90 (http://www.patentstorm.us/patents/6503500-claims.html). Recientemente se han realizado algunos trabajos en los que se han aislado cianobacterias de vida libre capaces de sobrevivir en ambientes naturales, y que a su vez son alimento de las larvas de mosquitos (Zaritsky *et al*., 2010), brindando de esta manera estabilidad a la toxina expresada intracelularmente.

En la actualidad el mercado mundial de los plaguicidas está dominado por productos químicos sintéticos muy por encima de los productos biológicos; sin embargo, existen consideraciones ambientales y de seguridad que favorecen el desarrollo futuro de los productos biológicos. Se encuentra ampliamente demostrado que *B. thuringiensis* no es patógena para mamíferos, aves, anfibios ni reptiles, y que son altamente específicos contra los invertebrados susceptibles. El modo de acción de las proteínas Cry y Cyt difieren completamente del modo de acción de los productos convencionales, y esto hace que sean componentes clave dentro de las estrategias de manejo integrado de plagas dirigido hacia la preservación de los enemigos naturales y del manejo de resistencias a los insecticidas químicos por parte de los insectos vectores. Por otro lado, la degradación de estas toxinas en la naturaleza, que puede ser analizado como desventajoso en cuanto a su aplicación, también representa una ventaja en cuanto al efecto residual de estos productos en el ambiente, sobre todo si se compara con el tiempo necesario para la degradación de muchos pesticidas químicos.

Bacterias Entomopatógenas: *Lysinibacillus sphaericus*

Bacillus sphaericus Meyer y Neide fue renombrada en 2007 como *L. sphaericus* (Ahmed *et al*., 2007) en base a características fenotípicas, como la composición de su pared celular, que incluye la presencia de peptidoglicanos que contienen lisina y ácido aspártico. Son bacilos móviles, incapaces de fermentar azucares, producen endosporas elipsoidales o esféricas ubicadas en el extremo terminal de la célula otorgándole al esporangio una forma característica (Fig. 5). Alrededor de los años 60 Kellen *et al*. (1965) describieron cepas de esta bacteria como posibles patógenos de insectos; sin embargo, recién en 1973 fueron aisladas cepas altamente tóxicas con potencialidad para ser usadas en los programas de control de insectos vectores (Singer, 1973).

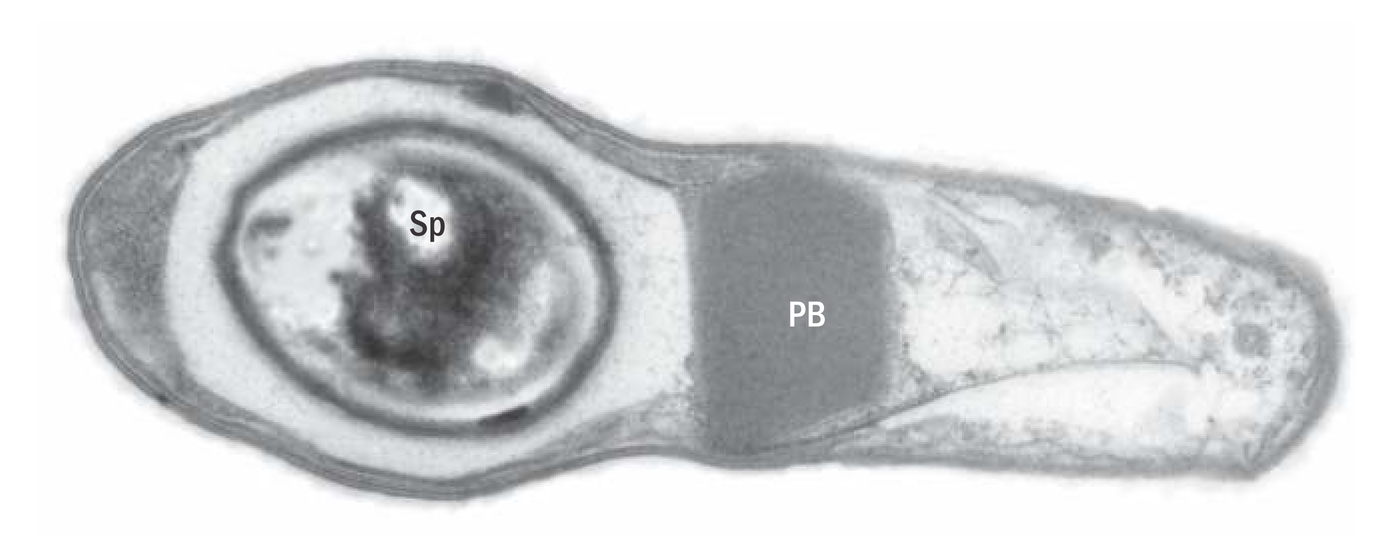


Figura 5. Esporangio de *Lysinibacilus sphaericus*, cepa 2297. Cortesía del Dr. Jean-François Charles, Instituto Pasteur, París. Sp: espora, PB: cuerpo paraesporal.

Las cepas de esta especie bacteriana se pueden dividir en cinco grupos de homología de acuerdo a sus secuencias nucleotídicas (I a V), a su vez el grupo II se divide en los subgrupos IIA y IIB (Krych *et al*., 1980). Los bajos porcentajes de identidad entre grupos sugieren que cada uno de ellos en realidad correspondería a una especie distinta; sin embargo, como aún no existen pruebas suficientes para diferenciarlos entre sí, estos grupos permanecen clasificados como miembros de la especie *L. sphaericus*. En particular, todas las cepas mosquitocidas pertenecen al grupo IIA aunque no todas las cepas que pertenecen a este grupo son patógenas de insectos. Son resistentes a antibióticos como cloranfenicol, estreptomicina y tetraciclina y utilizan arginina como una única fuente de carbono, estas características particulares han sido utilizadas para su aislamiento por medio del desarrollo de medios específicos enriquecidos (Yousten *et al*., 1985). Entre los sistema de clasificación para diferenciar las cepas de *L. sphaericus* se han utilizado la serotipificación de antígenos flagelares y la fagotipificación. Las principales cepas utilizadas en forma comercial para el control de poblaciones de mosquitos son la 2362 y la C3-41 pertenecientes al serotipo H5a,5b (Berry, 2012).

Las cepas mosquitocidas de *L. sphaericus* producen diferentes toxinas, entre ellas las más estudiadas y específicamente tóxicas contra mosquitos son las Toxinas Mosquitocidas (Mtx) producidas durante el crecimiento vegetativo de la bacteria y la Toxina Binaria (Bin) producida durante el proceso de esporulación. A partir de la cepa SSII de baja toxicidad y de algunas otras de alta toxicidad se han identificado 4 toxinas Mtx: Mtx1 de 100 kDa, Mtx2 de 31.8 kDa, Mtx3 de 35.8 kDa y Mtx4 que aparentemente correspondería a un pseudogen (Berry, 2012). Entre ellas, la toxina Mtx1 ha sido la más estudiada, de manera tal que se ha determinado que el procesamiento proteolítico de Mtx1 por parte de enzimas digestivas, como tripsina o quimotripsina en el intestino de los mosquitos susceptibles produce un producto de 27 kDa que contiene secuencias ADP-ribosil transferasa, y un producto de 70 kDa con secuencias repetitivas y motivos similares a la lectina que podrían tener algún rol en la unión a grupos azúcar del ligando y, por tanto, en la determinación de la especificidad de la toxina. De acuerdo al

análisis de la estructura cristalina de esta toxina se ha demostrado la presencia de cuatro dominios ricina B-tipo lectina que rodean el dominio ADP-ribosil transferasa; sin embargo, no se conocen los sitios de unión a las células blanco. En particular, la cepa SSII de *L. sphaericus* es sumamente inestable en cuanto a su toxicidad, a pesar de que uno de sus componentes, la toxina recombinante purificada Mtx1, tiene un alto nivel de toxicidad contra larvas de *Cx. quinquefasciatus* y *Ae. aegypti* con respecto a la toxina binaria purificada a partir de cepas de alta toxicidad (Carpusca *et al*., 2006). Por lo tanto, la baja toxicidad de esta cepa no se debería a una baja actividad específica de la toxina Mtx1, sino que podría deberse a la baja producción y/o a la inestabilidad de la toxina durante la esporulación. Por otro lado, se ha demostrado actividad tóxica sinérgica entre las toxinas Mtx1, Mtx2 y la proteína Cry11Aa de Bti expresadas en sistemas heterólogos (Wirth *et al*., 2007).

Con respecto a las toxinas Bin de alta actividad, producen la mortalidad de las larvas de los mosquitos susceptibles entre las 24 y 48 hs post ingestión, y de manera similar a lo que ocurre con las toxinas Cry y Cyt de *B. thuringiensis*, estas toxinas se acumulan como un cuerpo paraesporal cristalino formado por dos protoxinas pro-BinA y pro-BinB. Estas proteínas deben ser ingeridas por el insecto, el cristal se solubiliza gracias al pH alcalino presente en los fluidos intestinales, las protoxinas son clivadas proteolíticamente y las toxinas activas BinA y BinB se unen a células del epitelio intestinal. Hasta la fecha solo se han reportado la maltasa 1 de *Cx. pipiens* (CPM1) y su ortólogo la maltasa 3 de *An. gambiae* como moléculas receptoras. CPM1 y Agm3 son enzimas digestivas que se encuentran ancladas a la membrana de las células intestinales mediante moléculas de GPI. Específicamente en larvas de *Cx. pipiens*, la unión de BinB a CPM1 provocaría la unión de BinA y posteriormente desencadenaría la actividad tóxica de esta proteína. A diferencia de lo que ocurre con las toxinas Cry, Bin no estaría asociado a la lisis de las membranas de las células epiteliales del intestino, sino a diferentes citopatologías de las cuales la aparición de vacuolas anormales con características de autolisosomas sería el mayor signo de intoxicación (Opota *et al*., 2011).

Se ha demostrado ampliamente que las toxinas Bin de *L. sphaericus* son capaces de producir resistencia en poblaciones de mosquitos sometidas a esta bacteria durante largos períodos de tiempo (Wirth, 2010). En estudios de aislamiento y caracterización de nuevas cepas con toxinas insecticidas diferentes, Jones *et al*. (2007) describieron una nueva toxina aislada a partir de la cepa IAB59 formada por dos componentes, uno de ellos la toxina de tres dominios Cry48 muy relacionada con las proteínas Cry de *B. thuringiensis*, el segundo componente es la proteína Cry49 que es un miembro de las toxinas de la familia Bin de *L. sphaericus*. Ninguno de los dos componentes tiene toxicidad en forma individual; sin embargo, el complejo purificado provoca un alto nivel de mortalidad de larvas del género *Culex*. Se ha determinado que este complejo produce cambios morfológicos en la célula blanco similares a los que ocurren durante la interacción sinérgica de las toxinas Bin y Cry11, pero la acción específica de cada componente aún no se ha determinado (de Melo *et al*., 2009).

Formulación y uso de *Lysinibacillus sphaericus* en programas de control de vectores

Al igual que *B. thuringiensis* esta bacteria está formulada como complejo espora-cristal y se ha producido comercialmente en diversos países, tales como Brasil, Cuba y EEUU. *L. sphaericus* persiste en los ambientes mayor tiempo que *B. thuringiensis*, tolera aguas con mayor polución y no se agrega con detritos orgánicos, se degrada por radiación UV y se sedimenta en los cuerpos de agua (Berry, 2012). Se recomienda el uso de estos formulados principalmente para el control de los géneros *Culex*, *Anopheles*, *Mansonia* y *Psorophora*, también es efectivo para el control de *Aedimorphus vexans* (Meigen), *Georgecraigius atropalpus* (Coquillett), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *fitchii* (Felt y Young), *Aedes* (*Ochlerotatus*) *intrudens* Dyar, *Aedes* (*Ochlerotatus*) *nigromaculis* (Ludlow), y *Aedes* (*Ochlerotatus*) *stimulans* (Walker). En general no tiene actividad tóxica contra *Ae. aegypti* o muy poca contra la mayoría de las especies del género *Aedes*, ni contra especies de *Toxorhynchites*, cuyos estadios larvales son predadores de larvas de mosquitos (Lacey, 2007). Se ha reportado también que esta bacteria reduce la ovipostura y provoca la muerte de adultos de *Cx. quinquefasciatus* (Zahiri y Mulla, 2005), aunque el mecanismo por medio del cual esto ocurriría aún no se conoce. También se ha descripto que adultos de *Anopheles quadrimaculatus* Say tienen la capacidad disminuida de transmitir parásitos como *Plasmodium berghei* Vincke y Lips si sus larvas han sido expuestas a esporas de esta bacteria (Young *et al*., 1990).

Bacterias endosimbiontes: *Wolbachia pipientis*

Wolbachia pipientis (nombrada como *Wolbachia*) es una α-proteobacteria, identificada originariamente en ovarios de mosquitos del género *Culex* (Hertig y Wolbach, 1924). Esta bacteria, en la actualidad ha sido detectada en el 65 % de los insectos conocidos, algunos arácnidos, crustáceos de agua dulce y nematodos (Hilgenboecker *et al.*, 2008). Posee su genoma significativamente reducido y depende nutricionalmente de sus células hospedadoras (Wu *et al*., 2004). Las células de esta bacteria se desarrollan dentro de estructuras vesiculares en el citoplasma de la célula del hospedador. Poco se conoce sobre la identidad de estas organelas pero aparentemente estarían limitadas a un grupo de vesículas relacionadas al complejo de Golgi cerca de la biogénesis de la membrana plasmática (Cho *et al.*, 2011). *Wolbachia* infecta principalmente las gónadas de su hospedador, donde se asegura la transmisión a la siguiente generación (de la hembra al huevo) y provoca una serie de manipulaciones en la reproducción del mismo. Esta bacteria puede causar diversos fenotipos dependiendo de la cepa bacteriana y la especie hospedadora, tales como feminización genética de machos, partenogénesis, muerte de machos, e incompatibilidad citoplasmática (IC), siendo este último el principal fenotipo que *Wolbachia* impone a sus insectos hospedadores (O'Neill *et al.*, 1997).

Cada uno de estos efectos beneficia directa o indirectamente a las hembras infectadas y por lo tanto ayuda a la dispersión de *Wolbachia* a través de la población de sus hospedadores (Charlat *et al.*, 2003). *Wolbachia* también infecta los tejidos somáticos de sus hospedadores, con distribuciones y densidades de infección que varían de acuerdo a las diferentes cepas bacterianas (Dobson *et al.*, 1999). Las infecciones en los tejidos somáticos pueden ayudar a explicar algunos de los diferentes fenotipos en mosquitos que fueron asociados con *Wolbachia*, tales como alteraciones en la vida media, modificaciones en la actividad locomotora y deficiencias que impiden la ingesta de sangre (McGraw y O'Neill, 2013).

La IC induce a una producción aberrante de la progenie originada por el cruzamiento entre machos infectados con hembras no infectadas o infectadas por otra cepa. Los machos infectados con esta bacteria poseen factores citoplasmáticos que afectan el movimiento de los cromosomas en los espermatozoides después de la fertilización. Como resultado de ello, los cromosomas paternos son eliminados produciéndose embriones haploides no viables (Oliveira y Moreira, 2012). Como estrategia de control de insectos, por medio de *Wolbachia,* se propone mantener la "esterilidad" reproductiva, lograda por medio de cruzamientos de machos infectados con una cepa de incompatibilidad, con hembras de las poblaciones silvestres carentes de esta cepa. De manera análoga a la Técnica del Insecto Estéril (TIE), el resultado esperado será la disminución sostenida de la población de la especie que se quiere controlar (Brelsfoard *et al.*, 2008).

Esta bacteria está presente en forma natural en mosquitos de los géneros *Aedes*, *Anopheles*, *Culex*, *Coquillettidia* y *Mansonia*. Hasta el momento no se han encontrado cepas nativas infectando *Ae. aegypti* (Hoffmann *et al.*, 2015), y para el género *Anopheles* solo se encontró una cepa en la especie *An. gambiae* donde si fue identificada molecularmente (Baldini *et al.*, 2014). Sin embargo, durante investigaciones recientes, fue posible transinfectar con éxito distintas cepas de *Wolbachia*, provenientes de diferentes hospedadores, en especies de mosquitos tales como *Ae. aegypti*, *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Skuse), *Aedes* (*Stegomyia*) *polynesiensis* Marks, *An. gambiae*, *Anopheles stephensi* Liston, logrando instalar infecciones heredables estables. En estos nuevos hospedadores, patógenos tales como virus, parásitos y filarias no lograron replicarse (Hoffmann *et al.*, 2015).

La habilidad de *Wolbachia* para bloquear virus y otros microbios depende de la naturaleza de estos microorganismos y de la cepa de *Wolbachia* infectante. Por ejemplo en *Drosophila* sp. Fallén (Diptera: Drosophylidae) algunos tipos de virus (virus DNA en particular) no son afectados por la presencia de *Wolbachia* en las células del hospedador, mientras que los virus RNA parecen ser inhibidos por esta bacteria. Infecciones estables de *Wolbachia* en especies del género *Aedes* lograron bloquear diferentes serotipos del virus dengue y de otros RNA virus (Hoffmann *et al.*, 2015). La capacidad que tiene esta especie bacteriana para bloquear agentes patógenos en sistemas artificiales fue atribuida a diferentes factores. Entre ellos, la presencia de *Wolbachia* induce a la expresión de numerosos genes del sistema inmune del mosquito; por otro lado, habría competencia a nivel celular por nutrientes tales como colesterol, interacciones que implican varios metabolitos y la expresión de micro-RNAs (Sinkins, 2013). También se ha determinado en ejemplares de *Ae. aegypti* transinfectados con *Wolbachia*, que la infección con esta bacteria conduce a la inducción de estrés oxidativo y a un mayor nivel de especies reactivas de oxígeno (ROS) en su hospedador. Esto activaría una vía del sistema inmune del insecto que actuaría en la inhibición específica de la proliferación del virus dengue (Pan *et al.*, 2012). Por otro lado, Zélé *et al*.

(2014) estudiando el sistema natural *Cx. pipiens-Wolbachia-Plasmodium relictum*, comprobaron que la presencia de *Wolbachia* en el hospedador natural incrementa la prevalencia de la infección en el mosquito. Lo cual implicaría que los efectos de *Wolbachia* dependerán del origen de la cepa (nativa o exógena) y del hospedador involucrado. Estos aspectos deberían ser tomados en cuenta al momento de proponer estrategias de control de vectores y / o enfermedades por medio de *Wolbachia*.

Actualmente se están desarrollando diferentes estrategias de infección de diferentes especies de mosquitos con diferentes cepas de *Wolbachia* para lograr métodos de control de estos insectos, tal como se ejemplifican en el esquema de la Fig. 6.

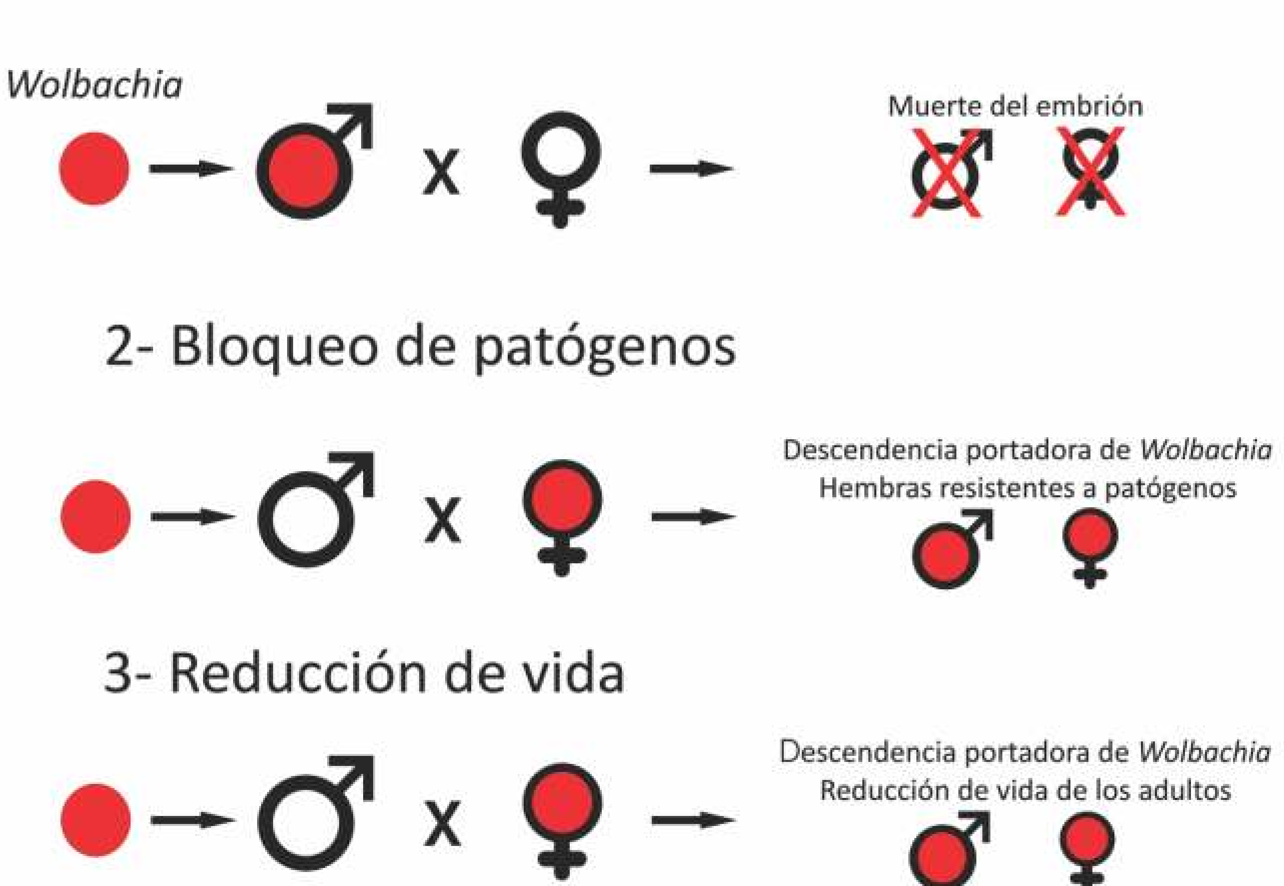


Figura 6. Control de mosquitos por medio de la bacteria endosimbionte *Wolbachia*. 1) *Wolbachia* puede ser usado de igual manera que la Técnica de Insecto Estéril liberando un gran número de machos infectados, la esterilidad se lograría por incompatibilidad citoplasmática. 2) Si se libera una gran cantidad de hembras que estén infectadas con *Wolbachia* (y que fue demostrado que inhibe el crecimiento de patógenos en los insectos), toda la descendencia llevará el simbionte y tendrán menor capacidad vectorial de distintos patógenos. 3) Si una cepa de *Wolbachia* es liberada por medio de las hembras, no solo se lograría el bloqueo del patógeno e incompatibilidad citoplasmática, sino que también se reduciría la expectativa de vida del insecto. Esto tiene el potencial de disminuir la transmisión de patógenos, ya que solo las hembras adultas de mayor tiempo de desarrollo son las responsables de su transmisión. Círculos rojos indican infección con *Wolbachia* (Adaptado de McGraw y O'Neill, 2013).

Microbiota asociada a mosquitos

Durante las últimas décadas, se han incrementado las investigaciones sobre la flora microbiana presente en mosquitos y sus posibles aplicaciones en programas de control de estos insectos, como alternativas biológicas al control químico. Tal como se ha analizado detalladamente en este capítulo, las primeras bacterias estudiadas fueron las entomopatógenas, portadoras de toxinas capaces de provocar la muerte de estadios larvales, tales como algunas cepas de *B. thuringiensis* (Adang *et al.*, 2014) y de *L. sphaericus* (Berry, 2012). Más recientemente se ha determinado que existen comunidades

de microorganismos que habitan en la cutícula o en el intestino de algunos mosquitos y que tienen funciones en la nutrición, el desarrollo, la reproducción y en algunos casos en la defensa de estos insectos contra enemigos naturales (Engel y Moran, 2013; Minard *et al*., 2013). Estos microorganismos al llegar al hemocele pueden proliferar y formar comunidades estables en los tejidos del insecto (Douglas, 2014).

Se ha demostrado que las bacterias simbiontes de dípteros tienen un rol central en el sistema inmune innato, de manera tal que algunos miembros de la flora residente promueven funciones inmunes activando efectores inmunológicos y producción de toxinas, tales como péptidos antimicrobianos y ROS que confieren resistencia a patógenos y parásitos. Las interacciones antagónicas y mutualistas entre bacterias también han sido implicadas como factores determinantes de la composición de la microbiota, por ejemplo la producción de ROS por parte de la bacteria intestinal *Enterobacter* sp. en especies de *Anopheles* reduce la posibilidad de que el insecto pueda adquirir *Plasmodium* sp. cuando se alimenta de sangre de un hospedador infectado, aunque los mecanismos moleculares de tales interacciones no se conocen (Cirimotich *et al*., 2011). Otro ejemplo es la bacteria endosimbionte *Wolbachia pipientis* que puede influir negativamente en la eficiencia de la vectorización de patógenos tales como el virus dengue o interferir en la reproducción de Plasmodios dentro del insecto dando como resultado la disminución en los niveles de infección / infestación de los hospedadores finales (Moreira *et al*., 2009; Bian *et al*., 2010; Hoffmann y Sgrò, 2011; Ricci *et al*., 2012).

Una estrategia aún más reciente para explotar los microorganismos simbióticos para el control de enfermedades transmitidas por vectores es la paratransgénesis, es decir, la generación de simbiontes genéticamente modificados capaces de expresar y liberar moléculas antiparásitos dentro del insecto (Coutinho-Abreu *et al*., 2011). Para ello ya han sido probados diferentes tipos de microorganismos en condiciones de laboratorio demostrando su capacidad para bloquear parásitos que provocan malaria, a través de la expresión de una variedad de moléculas efectoras (Fang *et al*., 2011; Wang *et al*., 2012). El candidato ideal para el control de patógenos o parásitos por paratransgénesis será un microorganismo que tenga una asociación estable con el mosquito vector y que infecte los mismos tejidos que el agente infectante / infestante. Este microorganismo también debe ser apto de ser cultivable, manipulado genéticamente y posteriormente ser reintroducido en las poblaciones de mosquitos (Capone *et al*., 2013). Recientemente se ha identificado una bacteria cultivable simbionte, *Asaia sp*., que se encuentra asociada con algunas especies de mosquitos colonizando órganos reproductivos y que ha sido propuesta para ser usada en paratransgénesis (Damiani *et al*., 2010; Capone *et al*., 2013).

Por otro lado, se ha determinado que algunas bacterias y levaduras son esenciales en la nutrición de mosquitos por medio de dos procesos diferentes. Por un lado, los microorganismos pueden ser una fuente de nutrientes en sí mismos mediante la lisis de las células microbianas, especialmente los microorganismos que se encuentran en el tracto digestivo, además las células microbianas que se encuentran vivas en el cuerpo del insecto pueden liberar metabolitos específicos con valor nutricional, tales como vitaminas y aminoácidos esenciales (Vega y Dowd, 2005). En segundo lugar, los microorganismos pueden modular las vías de señalización vinculadas con la nutrición, como por ejemplo la señalización de la insulina, que regula la asignación de nutrientes, especialmente a los lípidos y otras reservas de energía. Estas asociaciones han sido particularmente estudiadas en grupos de insectos que tienen dietas pobres en nutrientes o no balanceadas, como puede ser la sangre de vertebrados, deficiente en vitaminas del grupo B (Douglas, 2015). También la capacidad de los insectos a resistir y tolerar patógenos y parásitos parece estar fuertemente influenciada por la calidad nutricional, así como por otros factores fisiológicos. A pesar de los avances en el conocimiento de algunas interacciones insecto-microbiota, es poco lo que se conoce sobre bacterias nutricionales en mosquitos (Douglas, 2014).

Control Biológico de poblaciones de mosquitos por medio de bacterias patógenas, simbiontes o nutricionales en Argentina

Los estudios sobre bacterias entomopatógenas enfocados a sus posibles aplicaciones para el control de poblaciones de mosquitos en Argentina se han centrado en la prospección de cepas nativas de *B. thuringiensis* (Ibarra *et al*., 2003; Berón y Salerno, 2006) y *L. sphaericus* (Tranchida *et al*., 2011). Se ha logrado aislar una cepa de *B. thuringiensis* a partir de muestras de suelo, altamente tóxica contra larvas de diversas especies de mosquitos, tales como *Ae. aegypti*, *Ae. albifasciatus*, *Cx. apicinus* y *Cx. pipiens* (Berón y Salerno, 2007; Díaz-Nieto, 2014), que ha sido parcialmente caracterizada, demostrando ser

portadora de una nueva toxina Cry, denominada Cry24Ca por el comité de nomenclatura de *B. thuringiensis*, así como otras toxinas aún no determinadas (datos no publicados). El gen *cry24Ca* (NCBI Nº de acceso AM158318) ha sido clonado y expresado en un sistema heterólogo demostrando presentar actividad mosquitocida contra larvas de *Ae. aegypti* (Berón y Salerno, 2007). También se han aislado dos cepas de *L. sphaericus*, a partir de larvas muertas de *Cx. pipiens* que han resultado ser tóxicas contra especies como *Ae. aegypti*, *Ae. albifasciatus*, *An. albitarsis*, *Cx. apicinus*, *Cx. dolosus*, y *Cx. pipiens*, (Tranchida *et al*., 2011).

Por otro lado, se han desarrollado nuevas estrategias para comenzar el aislamiento y caracterización de nuevos genes codificantes de proteínas Cry (genes *cry*). Una de ellas, se basa en la metodología de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), por medio de dos etapas de amplificación, y que utiliza cebadores degenerados, lo que permite el inicio de la identificación de nuevos genes codificantes de proteínas Cry muy diversos filogenéticamente (Berón *et al*., 2005). La otra estrategia permite la determinación de secuencias codificantes de genes *cry* en cepas de *B. thuringiensis*, por medio de cebadores degenerados, seguida por una electroforesis en gel con gradiente desnaturalizante (DGGE), permitiendo diferenciar de forma sencilla y económica, una gran diversidad de cepas nativas en un corto tiempo (Vidal Domínguez *et al*., 2011). Se han diseñado sistemas de cebadores específicos dirigidos a la detección de secuencias nucleotídicas codificantes de genes de los tipos *cry2*, *cry11* y *cyt* por medio de su amplificación por PCR, seguido de digestiones con enzimas de restricción específicas. Con ello se obtuvieron perfiles de restricción con fragmentos nucleotídicos de diversos tamaños (RFLP) que permitieron diferenciar entre los distintos productos de amplificación y por lo tanto entre secuencias diferentes (Sauka *et al*., 2005; 2010; Sauka y Benintende, 2013). También se han realizado estudios de optimización de cultivos de cepas de Bti (Cieza *et al*., 2005; Berretta *et al*., 2013), recuperación del complejo espora-cristal a partir de los caldos de fermentación y la formulación de productos mosquitocidas. A partir de estas investigaciones se han desarrollado paquetes tecnológicos para la producción, evaluación y empleo de bioinsecticidas basados en esta bacteria que han resultado efectivos para el control de *Ae. aegypti*, y que actualmente se ofrecen en el mercado (Berretta *et al*., 2013). Por otro lado, se analizó la interacción de la cepa comercial H14 de Bti, el insecticida químico Temephos y zoosporas del hongo *Leptolegnia chapmanii* (Seymour) en larvas de *Ae. aegypti*, en el laboratorio y en el campo bajo condiciones controladas, obteniéndose actividad sinérgica como resultado de esa interacción (Pelizza *et al*., 2010).

Por otro lado, en el marco de un proyecto de relevamiento de la flora microbiana de mosquitos, fueron colectados estadios larvales de diversas especies de estos insectos a partir de criaderos tanto naturales como artificiales, situados en la ciudad de Mar del Plata y alrededores (Díaz-Nieto *et al*., 2013a; 2013b). Se analizó la presencia de cepas de *W. pipientis* en poblaciones de mosquitos de los géneros *Culex* y *Aedes* (*Ochlerotatus*) de Mar del Plata y de *Ae. aegypti* provenientes de La Plata, detectando únicamente cepas de esta bacteria en dos poblaciones diferentes de *Cx. pipiens* de la ciudad de Mar del Plata. Los análisis moleculares llevados a cabo a partir de las poblaciones portadoras de este microorganismo, permitieron determinar la existencia de dos cepas diferentes de *Wolbachia* que a su vez difieren de las descriptas hasta el momento a nivel mundial. Estos resultados constituyen la primera evidencia molecular de la presencia de *Wolbachia* en poblaciones de mosquitos de Argentina (Díaz-Nieto, 2014), aunque en algunas investigaciones anteriores se han sugerido posibles indicios de poblaciones portadoras de esta bacteria (Almirón *et al*., 1995; Humeres *et al*., 1998), relacionando que los bajos porcentajes en la tasa de eclosión de huevos obtenidos al realizar cruzamientos entre individuos de *Cx. pipiens* y de *Cx. quinquefasciatus* provenientes de distintas localidades de Argentina, podrían deberse a una posible incompatibilidad citoplasmática provocada por cepas de *Wolbachia*. Por otro lado, Micieli y Glaser (2014) detectaron *Wolbachia* en una población de *Cx. quinquefasciatus* colectada en la provincia de Buenos Aires.

Recientemente Díaz-Nieto *et al.* (2016) evaluaron el valor nutricional de diversos microorganismos durante el desarrollo de *Cx. pipiens*, determinando la tasa de supervivencia de los estadios larvarios, pupas y adultos de una colonia de este insecto alimentadas con cultivos axénicos de levaduras, microalgas, bacterias y cianobacterias en condiciones de laboratorio. Adicionalmente, evaluaron la heredabilidad de estos microorganismos a partir de hembras a su descendencia, así como la selección, por parte de las hembras grávidas, de sitios de ovipostura inoculados con estos microorganismos. Estos autores demostraron que los estadios larvales de *Cx. pipiens* pueden utilizar de manera eficiente a la levadura *Saccharomyces cerevisiae* Meyen como fuente de alimento ya que logran completar su desarrollo hasta estado adulto de la misma manera que cuando son alimentados con dietas balanceadas; sin embargo, esta levadura no

sería transmitida a su descendencia. Se demostró también que esta colonia de mosquitos estaría naturalmente infectada por dos bacterias diferentes de los géneros *Klebsiella* sp. y *Aeromonas* sp., que además son elegidas por las hembras de *Cx. pipiens* para la selección de sitios de ovipostura. Estos microorganismos podrían ser utilizados para el desarrollo de ovitrampas tóxicas de alta especificidad.

Perspectivas

En Argentina, los productos bacterianos comerciales para el control de estadios larvales de mosquitos de importancia sanitaria están basados o en desarrollos de formulados de fabricación nacional, o directamente en la importación de productos provenientes del exterior, todos ellos obtenidos a partir de las bacterias *B. turingiensis* subsp. *israelensis*, principalmente la cepa H14 y la cepa 2362 de *L. sphaericus* (ANMAT, 2015). No existe ningún producto nacional desarrollado a partir de cepas nativas ya que la obtención de registros sanitarios de productos biológicos implica altos costos y el cumplimiento de normativas complejas.

Desde los grupos de investigación que desarrollamos nuestras actividades en esta área, nuestros aportes son: i) la detección de nuevas cepas de bacterias mosquitocidas portadoras de nuevas toxinas diferentes a las toxinas presentes en las cepas de uso comercial que podrán ampliar el espectro de acción mosquitocida, así como colaborar en el manejo de resistencias por parte de los insectos blanco; y ii) el desarrollo de sistemas bacterianos novedosos tanto de microorganismos patógenos como simbiontes y / o nutricionales que permita generar productos bioinsecticidas de industria nacional, específicos y eficientes para el control de insectos de interés sanitario, que puedan ser aplicados en el marco del manejo integrado de poblaciones de mosquitos. Estos productos podrán ser transferidos a la industria para su producción a gran escala, pero para ello será necesario el apoyo de los entes nacionales de regulación que faciliten la aprobación e implementación de este tipo de productos de industria nacional.

Bibliografía

1. Adang MJ, Crickmore N, Jurat-Fuentes JL. 2014. Diversity of *Bacillus thuringiensis* crystal toxins and mechanism. En: Tarlochan SD, Sarjeet SG, eds. Advances in Insect Physiology Insect Midgut and Insecticidal Proteins. Oxford: Academic Press. pp. 39-87.
2. Ahmed I, Yokota A, Yamazoe A, Fujiwara T. 2007. Proposal of *Lysinibacillus boronitolerans* gen. nov. sp. nov., and transfer of *Bacillus fusiformis* to *Lysinibacillus fusiformis* comb. nov. and *Bacillus sphaericus* to *Lysinibacillus sphaericus* comb. nov. Int J Syst Evol Microbiol. 57: 1117-1125.
3. Almirón WR, Humeres SG, Gardenal CN. 1995. Distribution and hybridization between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 90: 469-473.
4. ANMAT. Administración Nacional de Medicamentos. Alimentos y Tecnología Médica. Listado de insecticidas y raticidas. Disponible en: http://www.anmat.gov.ar/listados/Listado_Insecticidas_Raticidas_2015.pdf.
5. Baldini F, Segata N, Pompon J, Marcenac P, Shaw WR, Dabiré RK, Diabaté A, Levashina EA, Catteruccia F. 2014. Evidence of natural *Wolbachia* infections in field populations of *Anopheles gambiae*. Nat Commun. 5: 3985.
6. Ben-Dov E. 2014. *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* and its dipteran-specific toxins. Toxins. 6: 1222-1243.
7. Berón C, Curatti L, Salerno G. 2005. New strategy for identification of novel cry-type genes from *Bacillus thuringiensis* strains. Appl Environ Microb. 71: 761-765.
8. Berón CM, Salerno GL. 2006. Characterization of *Bacillus thuringiensis* isolates from Argentina potentially useful in insect pest control. BioControl. 51: 779-794.
9. Berón CM, Salerno GL. 2007. Cloning and characterization of a novel crystal protein from a native *Bacillus thuringiensis* isolate highly active against *Aedes aegypti*. Curr Microbiol. 54: 271-276.
10. Berretta M, Sauka D, Benintende G. 2013. Investigación, desarrollo y transferencia de bioinsecticidas a base de *Bacillus thuringiensis* para el control de plagas y vectores. En: Plischuk S, Consolo F, Berón C, Eds. I Taller Argentino de patología de insectos y sus aplicaciones en biocontrol. Universidad Nacional de Mar del Plata. pp. 55-56.
11. Berry C, O'Neil S, Ben-Dov E, Jones AF, Murphy L, Quail MA, Holden MTG, Harris D, Zaritsky A, Parkhill J. 2002. Complete sequence and organization of pBtoxis, the toxin-coding plasmid of *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis*. Appl Environ Microbiol. 68: 5082-5095.
12. Berry C. 2012. The bacterium *Lysinibacillus sphaericus* as an insect pathogen. J Invertebr Pathol. 109: 1-10.
13. Bian G, Xu Y, Lu P, Xie Y, Xi Z. 2010. The endosymbiotic bacterium *Wolbachia* induces resistance to dengue virus in *Aedes aegypti*. Plos Pathog. 6: e1000833.
14. Boonserm P, Davis P, Ellar DJ, Li J. 2005. Crystal structure of the mosquito-larvicidal toxin Cry4Ba and its biological implications. J Mol Biol. 348: 363-382.
15. Boonserm P, Mo M, Angsuthanasombat C, Lescar J. 2006. Structure of the functional form of the mosquito larvicidal Cry4Aa toxin from *Bacillus thuringiensis* at a 2.8-angstrom resolution. J Bacteriol. 188: 3391-3401.
16. Bravo A, Gill SS, Soberón M. 2007. Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. Toxicon. 49: 423-435.
17. Brelsfoard C, Séchan Y, Dobson S. 2008. Interspecific hybridization yields strategy for South Pacific filariasis vector elimination. PLoS Neglect Trop Dis. 2: e129.
18. Cantón PE, López-Díaz JA, Gill SS, Bravo A, Soberón M. 2014. Membrane binding and oligomer membrane insertion are necessary but insufficient for *Bacillus thuringiensis* Cyt1Aa toxicity. Peptides. 53: 286-291.
19. Capone A, Ricci I, Damiani C, Mosca M, Rossi P, Scuppa P, Crotti E, Epis S, Angeletti M, Valzano M, Sacchi L, Bandi C, Daffonchio D, Mandrioli M, Favia G. 2013. Interactions between *Asaia*, *Plasmodium* and *Anopheles*: new insights into mosquito symbiosis and implications in Malaria Symbiotic. Parasit Vectors. 6: 182-195.
20. Carpusca I, Jank T, Aktories K. 2006. *Bacillus sphaericus* mosquitocidal toxin (MTX) and pierisin: the enigmatic offspring from the family of ADP-ribosyltransferases. Mol Microbiol. 62: 621-630.

21. Charlat S, Hurst GD, Mercot H. 2003. Evolutionary consequences of *Wolbachia* infections. Trends Genet. 19: 217-223.
22. Cho KO, Kim GW, Lee OK. 2011. *Wolbachia* bacteria reside in host Golgi-related vesicles whose position is regulated by polarity proteins. Plos One. 6: e22703.
23. Cieza LA, Cavalitto SF, Mignone CF. 2005. Growth and toxicity of *Bacillus thuringiensis* var *israelensis* in synthetic medium. Curr Top Biotechnol. 2: 75-79.
24. Cirimotich CM, Dong Y, Clayton AM, Sandiford SL, Souza-Neto JA, Mulenga M, Dimopoulos G. 2011. Natural microbe-mediated refractoriness to *Plasmodium* infection in *Anopheles gambiae*. Science. 332: 855-858.
25. Coutinho-Abreu IV, Zhu KY, Ramalho-Ortigao M. 2011. Trasngenesis and paratransgenesis to control insect-borne disease: Current status and future challenges. Parasitol Int. 59: 1-8.
26. Crickmore N, Baum J, Bravo A, Lereclus D, Narva K, Sampson K, Schnepf E, Sun M, Zeigler DR. 2014. *Bacillus thuringiensis* toxin nomenclature. Disponible en: http://www.btnomenclature.info/
27. Crickmore N, Zeigler DR, Feitelson J, Schnepf E, Van Rie J, Lereclus D, Baum J, Dean DH. 1998. Revision of the nomenclature for the *Bacillus thuringiensis* pesticidal crystal proteins. Microbiol Mol Biol Rev. 62: 807-813.
28. Damiani C, Ricci I, Crotti E, Rossi P, Rizzi A, Scuppa P, Capone A, Ulissi U, Epis S, Genchi M, Sagnon N, Faye I, Kang A, Chouaia B, Whitehorn C, Moussa GW, Mandrioli M, Esposito F, Sacchi,L, Bandi C, Daffonchio D, Favia G. 2010. Mosquito-bacteria symbiosis: the case of *Anopheles gambiae* and *Asaia*. Microb Ecol. 60: 644-654.
29. de Maagd RA, Bravo A, Berry C, Crickmore N, Schnepf HE. 2003. Structure, diversity and evolution of protein toxins from spore-forming entomopathogenic bacteria. Annu Rev Genet. 37: 409-433.
30. de Melo JV, Jones GW, Berry C, Vasconcelos RH, Oliveira CM, Furtado AF, Peixoto CA, Silva-Filha MH. 2009. Cry48Aa/Cry49Aa toxin from *Bacillus sphaericus* displays cytopathological effects on susceptible and Binary toxin-resistant *Culex quinquefasciatus* larvae. Appl Environ Microbiol. 75: 4782-4789.
31. Díaz-Nieto LM, D´Alessio C, Perotti MA, Berón CM. 2016. *Culex pipiens* development is greatly influenced by native bacteria and exogenous yeast. Plos One. 11: e0153133.
32. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Farina JL, Parisi G, Vidal Domínguez ME, Perotti MA, Berón CM. 2013b. Distribution of mosquitoes in the south east of Argentina and first report on the analysis based on 18S rDNA and COI sequences. Plos One. 8:e75516.
33. Díaz-Nieto LM, Maciá A, Perotti MA, Berón CM. 2013a. Geographical limits of the Southeastern distribution of *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) in Argentina. Plos Negl Trop Dis. 7: e1963.
34. Díaz-Nieto LM. 2014. Diversidad de mosquitos en Mar del Plata y caracterización de microorganismos patógenos y simbiontes para el control de culícidos de importancia sanitaria. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata.
35. Dobson SL, Bourtzis K, Braig HR, Jones BF, Zhou W, Rousset F, O'Neill SL. 1999. *Wolbachia* infections are distributed throughout insect somatic and germ line tissues. Insect Biochem Mol Biol. 29: 153-160.
36. Douglas AE. 2014. The molecular basis of bacterial-insect symbiosis. J Mol Biol. 426: 3830-3837.
37. Douglas AE. 2015. Multiorganismal insects: diversity and function of resident microorganisms. Annu Rev Entomol. 60: 17-34.
38. Elleuch J, Jaoua S, Darriet F, Chandre F, Tounsi S, Zghal RZ. 2015. Cry4Ba and Cyt1Aa proteins from *Bacillus thuringiensis israelensis*: Interactions and toxicity mechanism against *Aedes aegypti*. Toxicon. 104: 83-90.
39. Engel P, Moran NA. 2013. The gut microbiota of insects-diversity in structure and function. Fems Microbiol Rev. 37: 699-735.
40. Fang W, Vega-Rodríguez J, Ghosh AK, Jacobs-Lorena M, Kang A, Leger RJS. 2011. Development of transgenic fungi that kill human malaria parasites in mosquitoes. Science. 331: 1074-1077.
41. Federici BA, Park HW, Bideshi DK, Wirth MC, Johnson JJ, Sakano Y, Tang M. 2007. Developing recombinant bacteria for control of mosquito larvae. J Am Mosq Control Assoc. 23: 164-175.
42. Federici BA, Park HW, Bideshi DK. 2010. Overview of the basic biology of *Bacillus thuringiensis* with emphasis on genetic engineering of bacterial larvicides for mosquito control. Open Toxinol J. 3: 83-100.
43. Fernández-Luna MT, Lanz Mendoza H, Gill SS, Bravo A, Soberon M, Miranda Rios J. 2010. An α amylase is a novel receptor for *Bacillus thuringiensis* ssp. *israelensis* Cry4Ba and Cry11Aa toxins in the malaria vector mosquito *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae). Environ Microbiol.12: 746-757.
44. Ferré J, Van Rie J. 2002. Biochemistry and Genetics of Insect Resistance to *Bacillus thuringiensis*. Annu Rev Entomol. 47: 501-533.
45. Francis BR, Bulla LA. 1997. Further characterization of BT-R 1 the cadherin-like receptor for Cry1Ab toxin in tobacco hornworm (*Manduca sexta*) midguts. Insect Biochem Mol Biol. 27: 541-550.
46. Gómez I, Sánchez J, Miranda R, Bravo A, Soberón M. 2002. Cadherin-like receptor binding facilitates proteolytic cleavage of helix a-1 in domain I and oligomer pre-pore formation of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab toxin. FEBS Lett. 513: 242-246.
47. Hertig M, Wolbach S. 1924. Studies on rickettsia-like microorganisms in insects. J Med Res. 44:329-374.
48. Hilgenboecker K, Hammerstein P, Schlattmann P,Telschow A, Werren J. 2008. How many species are infected with *Wolbachia*?-A statistical analysis of current data. FEMS Microbiol Lett. 281: 215-220.
49. Hoffmann AA, Ross PA, Rašić G. 2015. *Wolbachia* strains for disease control: ecological and evolutionary considerations. Evol Appl. 8: 751-768.
50. Hoffmann AA, Sgrò CM. 2011. Climate change and evolutionary adaptation. Nature. 470: 479-485.
51. Höfte H, Whiteley HR. 1989. Insecticidal crystal proteins of *Bacillus thuringiensis*. Microbiol Rev. 53: 242-255.
52. Humeres SG, Almirón WR, Sabattini MS, Gardenal CN. 1998. Estimation of genetic divergence and gene flow between *Culex pipiens* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 93: 57-62.
53. Ibarra JE, del Rincón MC, Ordúz S, Noriega D, Benintende G, Monnerat R, Regis L, de Oliveira CMF, Lanz H, Rodriguez MH, Sánchez J, Peña G, Bravo A. 2003. Diversity of *Bacillus thuringiensis* strains from Latin America with insecticidal activity against different mosquito species. Appl Environ Microb. 69: 5269-5274.
54. Jones GW, Nielsen-Leroux C, Yang Y, Yuan Z, Dumas VF, Monnerat RG, Berry C. 2007. A new Cry toxin with a unique two-component dependency from *Bacillus sphaericus*. FASEB J. 21: 4112-4120.
55. Kawalek MD, Benjamin S, Lee HL, Gill SS. 1995. Isolation and Identification of novel toxins from a new mosquitocidal isolate from Malaysia, *Bacillus thuringiensis* subsp. *jegathesan*. Appl Environ Microb. 61: 2965-2969.
56. Kellen WR, Clark TB, Lindegren JE, Ho BC, Rogoff MH, Singer S. 1965. *Bacillus sphaericus* Neide as a pathogen of mosquitoes. J Invertebr Pathol. 7: 442–448.
57. Kelley LA, Mezulis S, Yates CM, Wass MN, Sternberg MJ. 2015. The Phyre2 web portal for protein modeling, prediction and analysis. Nat Protoc. 10: 845-858.
58. Ketseoglou I, Bouwer G. 2012. The susceptibility of five African *Anopheles* species to *Anabaena* PCC 7120 expressing *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* mosquitocidal *cry* genes. Parasit Vectors. 5: 220-523.
59. Khasdan V, Ben-Dov E, Manasherob R, Boussiba S, Zaritsky A. 2003. Mosquito larvicidal activity of transgenic *Anabaena* PCC 7120 expressing toxin genes from *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis.* FEMS Microbiol Lett. 227: 189-195.
60. Krych VK, Johnson JL, Yousten AA. 1980. Deoxyribonucleic acid homologies among strains of *Bacillus sphaericus*. Int J Syst Evol Microbiol. 30: 476-484.
61. Lacey LA. 2007. *Bacillus thuringiensis* serovariety *israelensis* and *Bacillus sphaericus* for mosquito control. J Am Mosq Control Assoc. 23: 133-163.
62. Li J, Carroll J, Ellar DJ. 1991. Crystal structure of insecticidal δ-endotoxin from *Bacillus thuringiensis* at 2.5 Å resolution. Nature. 353: 815-821.
63. Likitvivatanavong S, Chen J, Evans AM, Bravo A, Soberon M, Gill SS. 2011. Multiple receptors as targets of Cry toxins in mosquitoes. J Agr Food Chem. 59: 2829-2838.
64. Likitvivatanavong S, Katzenmeier G, Angsuthanasombat C. 2006. Asn 183 in α5 is essential for oligomerisation and toxicity of the *Bacillus thuringiensis* Cry4Ba toxin. Arch Biochem Biophys. 445: 46-55.
65. McGraw EA, O'Neill SL. 2013. Beyond insecticides: new thinking on an ancient problem. Nat Rev Microbiol. 11:181–93.
66. Micieli MV, Glaser RL. 2014. Somatic *Wolbachia* (Rickettsiales: Rickettsiaceae) levels in *Culex quinquefasciatus* and *270*
(Diptera: Culicidae) and resistance to West Nile virus infection. J Med Entomol. 51: 189-199.
67. Minard G, Mavingui P, Moro CV. 2013. Diversity and function of bacterial microbiota in the mosquito holobiont. Parasit Vectors. 6: 146.
68. Moreira LA, Iturbe-Ormaetxe I, Jeffery JA, Lu G, Pyke AT, Hedges LM, Rocha BC, Hall-Mendelin S, Day A, Riegler M, Hugo LE, Johnson KN, Kay BH, McGraw EA, Van den Hurk AF, Ryan PA, O'Neill SL. 2009. A *Wolbachia* symbiont in *Aedes aegypti* limits infection with dengue, chikungunya, and *Plasmodium*. Cell. 139: 1268-1278.
69. O'Neill SL, Hoffmann AA, Werren JH. 1997. Influential passengers: Inherited microorganisms and arthropod reproduction.Oxford: Oxford University Press.
70. Oliveira C, Moreira L. 2012. Uso de *Wolbachia* no controle biológico. En: Termignoni C, Masuda H, da Silva Neto MAC, eds. Tópicos Avançados em Entomologia Molecular, Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia em Entomologia Molecular. pp. 1-14.
71. Opota O, Gauthier NC, Doye A, Berry C, Gounon P, Lemichez E, Pauron D. 2011. *Bacillus sphaericus* binary toxin elicits host cell autophagy as a response to intoxication. Plos One. 6: e14682.
72. Orduz, S, Rojas W, Correa MM, Montoya AE, de Barjac H. 1992. A new serotype of *Bacillus thuringiensis* from Colombia toxic to mosquito larvae. J Invertebr Pathol. 59: 99-103.

73. Pardo-Lopez L, Soberon M, Bravo A. 2013. *Bacillus thuringiensis* insecticidal three-domain Cry toxins: mode of action, insect resistance and consequences for crop protection. FEMS Microbiol Lett. 37. 3-22.
74. Pan X, Zhou G, Wu J, Bian G, Lu P, Raikhel AS, Xi Z. 2012. *Wolbachia* induces reactive oxygen species (ROS)-dependent activation of the Toll pathway to control dengue virus in the mosquito *Aedes aegypti*. Proc Natl Acad Sci USA. 109: 23-31.
75. Pelizza SA, Scorsetti AC, Bisaro V, Lastra CCL, García JJ. 2010. Individual and combined effects of *Bacillus thuringiensis* var. *israelensis*, temephos and *Leptolegnia chapmanii* on the larval mortality of *Aedes aegypti*. BioControl. 55: 647-656.
76. Pettersen EF, Goddard TD, Huang CC, Couch GS, Greenblatt DM, Meng EC, Ferrin TE. 2004. UCSF Chimera-a visualization system for exploratory research and analysis. 2004. J Comput Chem. 25: 1605-1612.
77. Ricci I, Damiani C, Capone A, DeFreece C, Rossi P, Favia G. 2012. Mosquito microbiota interactions: From complex relationships to biotechnological perspectives. Curr Opin Microbiol. 15: 278-284.
78. Sauka DH, Cozzi JG, Benintende GB. 2005. Screening of *cry2* genes in *Bacillus thuringiensis* isolates from Argentina. Antonie Van Leeuwenhoek. 88: 163-165.
79. Sauka DH, Monella RH, Benintende GB. 2010. Detection of the mosquitocidal toxin genes encoding Cry11 proteins from *Bacillus thuringiensis* using a novel PCR-RFLP method. Rev Argent Microbiol. 42: 23-26.
80. Sauka HD, Benintende GB. 2013. Identification of toxin genes encoding Cyt proteins from standard and Argentine strains of *Bacillus thuringiensis*. J Trop Microbiol Biotech. 8: 3-8.
81. Singer S. 1973. Insecticidal activity of recent bacterial isolates and their toxins against mosquito larvae. Nature. 244: 110-111.
82. Sinkins SP. 2013. *Wolbachia* and arbovirus inhibition in mosquitoes. Future Microbiol. 8: 1249-1256.
83. Soberón M, López-Díaz JA, Bravo A. 2013. Cyt toxins produced by *Bacillus thuringiensis*: A protein fold conserved in several pathogenic microorganisms. Peptides. 41: 87-93.
84. Soberón M, Rodriguez-Almazán C, Muñóz-Garay C, Pardo-López L, Porta H, Bravo A. 2012. *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt mutants useful to counter toxin action in specific environments and to overcome insect resistance in the field. Pestic Biochem Physiol. 104: 111-117.
85. Tranchida MC, Riccillo PM, Micieli MV, García JJ, Rodriguero MS. 2011. Isolation, characterization and evaluation of mosquitocidal activity of *Lysinibacillus* strains obtained from *Culex pipiens* larvae. Ann Microbiol. 61: 575-584.
86. Vega FE, Dowd PF. 2005. The role of yeasts as insect endosymbionts. En: Vega FE, Blackwell M, eds. Insect–fungal associations ecology and evolution. New York: Oxford University Press. pp. 352.
87. Vega FE, Kaya HK. 2012. Insect pathology. 2°ed.London, Waltham, San Diego: Academic Press.
88. Vidal Domínguez ME, Pérez-Cenci M, Salerno G, Berón CM. 2011. Genetic diversity of *cry* gene sequences of *Bacillus thuringiensis* strains analyzed by denaturing gradient gel electrophoresis. Curr Microbiol. 62: 866-870.
89. Wang S, Ghosh AK, Bongio N, Stebbings KA, Lampe DJ, Jacobs-Lorena M. 2012. Fighting malaria with engineered symbiotic bacteria from vector mosquitoes. Proc Natl Acad Sci USA. 109: 12734-12739.
90. Wirth M, Yang Y, Walton WE, Federici BA, Berry C. 2007. Mtx toxins synergize *Bacillus sphaericus* and Cry11Aa against susceptible and insecticide-resistant *Culex quinquefasciatus* larvae. Appl Environ Microbiol. 73: 6066-6071.
91. Wirth MC. 2010. Mosquito resistance to bacterial larvicidal toxins. Open Toxinol J. 3: 126-140.
92. Wu M, Sun LV, Vamathevan J, Riegler M, Deboy R, Brownlie JC, McGraw EA, Martin W, Esser C, Ahmadinejad N, Wiegand C, Madupu R, Beanan MJ, Brinkac LM, Daugherty SC, Durkin AS, Kolonay JF, Nelson WC, Mohamoud Y, Lee P, Berry K, Young MB, Utterback T, Weidman J, Nierman WC, Paulsen IT, Nelson KE, Tettelin H, O'Neill SL, Eisen JA. 2004. Phylogenomics of the reproductive parasite *Wolbachia pipientis* *w*Mel: a streamlined genome overrun by mobile genetic elements. Plos Biol. 2: e69.
93. Young, MD, Undeen AH, Dame DA, Wing SR. 1990. The effect of *Bacillus sphaericus* upon the susceptibility of *Anopheles quadrimaculatus* to *Plasmodium berghei*. J Am Mosq Control Assoc. 6: 139-140.
94. Yousten AA, Fretz SB, Jelley SA. 1985. Selective medium for mosquito pathogenic strains of *Bacillus sphaericus*. Appl Environ Microbiol. 49: 1532-1533.
95. Yu YM, Ohba M, Gill SS. 1991. Characterization of mosquitocidal activity of *Bacillus thuringiensis* subsp. *fukuokaensis* crystal proteins. Appl Environ Microbiol. 57: 1075-1081.
96. Zahiri NS, Mulla MS. 2005. Non-larvicidal effects of *Bacillus thuringiensis israelensis* and *Bacillus sphaericus* on oviposition and adult mortality of *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae). J Vector Ecol. 30: 155-162.
97. Zaritsky A, Ben-Dov E, Borovsky D, Boussiba S, Einav M, Gindin G, Horowitz AR, Kolot M, Melnikov O, Mendel Z, Yagil E. 2010. Transgenic organisms expressing genes from *Bacillus thuringiensis* to combat insect pests. Bioeng Bugs. 1: 341-344.
98. Zélé F, Nicot A, Berthomieu A, Weill M, Duron O, Rivero A. 2014. *Wolbachia* increases susceptibility to *Plasmodium* infection in a natural system. Proc R Soc. 281: 2013.2837.
99. Zhang X, Candas M, Griko NB, Taussig R, Bulla LA. 2006. A mechanism of cell death involving an adenylyl cyclase/PKA signaling pathway is induced by the Cry1Ab toxin of *Bacillus thuringiensis*. Proc Natl Acad Sci USA.103: 9897-9902.

Control biológico de mosquitos con *Ascogregarina*: ¿Una farsa insostenible?

Darío **Vezzani**[1]
Alejandra **Rubio**[2]

[1]ECOSISTEMAS, Facultad de Ciencias Exactas, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires (UNICEN) y CONICET. Tandil, Buenos Aires.
[2]Laboratorio de Ecología de Enfermedades Transmitidas por Vectores (2eTV), Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (3iA), Universidad Nacional de San Martín - CONICET. San Martín, Buenos Aires.

arubio@unsam.edu.ar
dvezzani@gmail.com

Entre los numerosos agentes potenciales para el control biológico de mosquitos, los protozoos del género *Ascogregarina* han recibido relativamente poca atención. Estos parásitos de transmisión directa tienen gran especificidad por su hospedador en condiciones de campo. A nivel mundial se conocen 9 especies de *Ascogregarina* en mosquitos, y cada una de ellas infecta a una especie distinta del género *Aedes*, *Tripteroides* o *Armigeres*. Los ejemplos mejor conocidos son *Ascogregarina culicis* y *Ascogregarina taiwanensis*, parásitos de *Aedes aegypti* y *Aedes albopictus*, respectivamente. En Sudamérica, los escasos estudios sobre este género están concentrados en Brasil y Argentina, aunque no existe información sobre la especificidad ni patogenicidad de las cepas sudamericanas. El presente capítulo introduce brevemente a este grupo de parásitos y plantea el interrogante sobre su utilidad para el control de mosquitos.

Introducción

Los parásitos que son enemigos naturales de insectos perjudiciales para el hombre, han atraído la atención de los investigadores por su potencial para ser utilizados como agentes de control biológico (Lacey *et al.*, 2001). Entre los entomopatógenos de mosquitos existen ácaros, nematodos, protistas, hongos, microsporidios, bacterias y virus. Dentro de esta diversa batería de potenciales agentes de control biológico, algunos han probado ser eficaces y útiles aliados, como por ejemplo la bacteria *Bacillus thuringiensis* Berliner (Ben-Dov, 2014). Otros, menos afortunados, no han demostrado hasta el momento tener utilidad alguna, pero siguen siendo investigados con el afán de encontrarles alguna potencialidad para nuestros fines: reducir a las poblaciones de mosquitos vectores. Este capítulo presenta brevemente a un grupo de parásitos no muy conocidos, los protozoos del género *Ascogregarina* Ward, Levine y Craig, y plantea el interrogante sobre su potencialidad como agente de control de poblaciones de mosquitos.

Taxonomía del parásito

Las gregarinas (Phylum Apicomplexa, Orden Eugregarinorida) son parásitos de invertebrados. Se conocen más de 1.650 especies pertenecientes a 244 géneros, un número seguramente muy subestimado (Clopton, 2002). Los miembros del género *Ascogregarina* pertenecen al Suborden Aseptatorina, caracterizado por la ausencia de división interior. La historia taxonómica y la terminología utilizada para estos parásitos son complejas y pueden leerse en detalle en Lantova y Volf (2014). Hasta hace unos años, 17 especies del género eran reconocidas como válidas, incluyendo parásitos de mosquitos (Culicidae), flebótomos (Psychodidae), pulgas (Pulicidae), moscas de los murciélagos (Nycteribiidae), y moscas jorobadas (Phoridae). Sin embargo, Votypka *et al.* (2009) reclasificó las 5 especies que parasitan a flebótomos en un nuevo género llamado *Psychodiella* Votypka, Lantova y Volf, basándose principalmente en las diferencias del ciclo de vida. Ambos géneros, *Ascogregarina* y *Psychodiella*, han sido recientemente agrupados en la nueva Familia Ascogregarinidae (Desportes, 2013).

Actualmente, se reconocen 9 especies de *Ascogregarina* como parásitos de mosquitos (Tabla 1), y otras dos especies no identificadas han sido reportadas infectando a *Aedes japonicus* (Theobald) (Roychoudhury *et al.*, 2007) y *Aedes hendersoni* Cockerell (Rowton *et al.*, 1987). Las otras especies descriptas que aún permanecen en el género son *Ascogregarina cheopisi* Mourya, Geevarghese y Gokhale en pulgas, *Ascogregarina galliardi* (Garnham) en moscas de los murciélagos, y *Ascogregarina bra-*

chyceri (Purrini) en moscas jorobadas (Lantova y Volf, 2014). Considerando las dificultades taxonómicas del grupo y la escasez de estudios, es probable que estas otras *Ascogregarina* spp. (parásitos de insectos no culícidos) sean clasificadas en el futuro por fuera del género, como sucedió con las especies reagrupadas en *Psychodiella*.

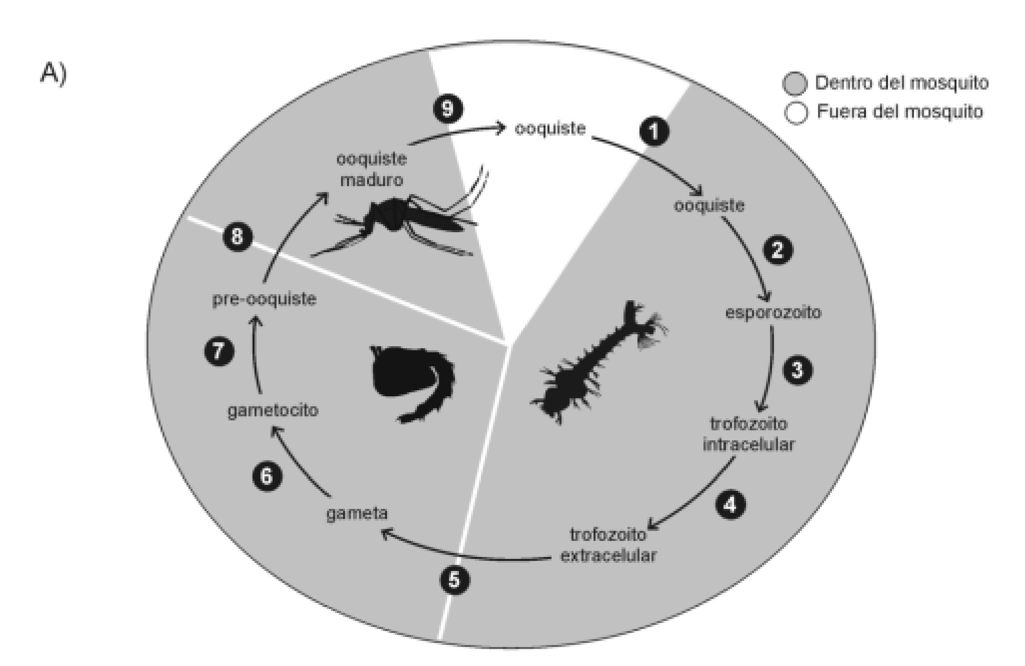
Tabla 1. Especies conocidas del género *Ascogregarina* que parasitan mosquitos.

Parásito	Mosquito hospedador
Ascogregarina culicis (Ross)	*Aedes aegypti*
Ascogregarina taiwanensis (Lien y Levine)	*Aedes albopictus*
Ascogregarina lanyuensis (Lien y Levine)	*Aedes alcasidi* Huang
Ascogregarina polynesiensis Levine	*Aedes polynesiensis* Marks
Ascogregarina barretti (Vavra)	*Aedes triseriatus* (Say)
Ascogregarina clarki (Sanders y Poinar)	*Aedes sierrensis* (Ludlow)
Ascogregarina geniculati Mustermann y Levine	*Aedes geniculatus* (Oliver)
Ascogregarina tripteroidesi (Bhatia)	*Tripteroides dofleini* (Guenther)
Ascogregarina armigerei (Lien y Levine)	*Armigeres subalbatus* (Coquilett)

Respecto a la identificación taxonómica de las especies, los caracteres morfológicos de los estadios suele considerarse insuficientes, en particular en experimentos de infecciones mixtas (Reyes-Villanueva *et al.*, 2001). En los últimos años, se han realizado importantes avances para distinguir algunas de estas especies mediante microscopía de contraste de fases (Reyes-Villanueva *et al.*, 2001), microscopía electrónica (Roychoudhury *et al.*, 2007) y técnicas moleculares (Morales *et al.*, 2005; Roychoudhury *et al.*, 2007; Templeton *et al.*, 2010). Sin embargo, por medio de los estudios realizados a campo en distintas regiones del mundo no se han encontrado infecciones cruzadas en condiciones naturales (e.g., García *et al.*, 1994; Comiskey *et al.*, 1999; Passos y Tadei, 2008). Considerando dicha especificidad por el hospedador (ver Tabla 1), está actualmente aceptada la identificación presuntiva del parásito, particularmente si no coexisten distintos hospedadores potenciales en el área de estudio. Sin embargo, existen claras evidencias de que la descripción de nuevas especies requiere de la combinación de características biológicas y moleculares (Lantova y Volf, 2014).

Ciclo de vida

Siguiendo la clasificación tradicional, las especies del género *Ascogregarina* son microparásitos de transmisión horizontal y directa (ver Wisnivesky, 2003). Su ciclo de vida comienza cuando las larvas de mosquitos ingieren los ooquistes que están en el agua (Fig. 1). Dentro del intestino medio del mosquito, cada ooquiste libera ocho esporozoitos y éstos invaden las células epiteliales donde se desarrollan como trofozoitos intracelulares. Este estadio produce daños leves al epitelio y en hospedadores naturales se observó regeneración celular. Luego, dejan estas células y se desarrollan entre el epitelio intestinal y la membrana peritrófica como trofozoitos extracelulares. Estas formas aumentan de tamaño hasta llegar a la madurez. Durante el primer día del estado pupal del mosquito los trofozoitos maduros migran hacia los túbulos de Malpighi transformándose en gametas. Ahí tiene lugar la reproducción sexual, formándose los gametocitos. En el interior de los mismos se produce un gran número de ooquistes durante la vida del mosquito adulto. Estos ooquistes se liberan en el agua durante la emergencia del mosquito adulto, la oviposición, la defecación o al morir en los hábitats acuáticos de oviposición (McCray *et al.*, 1970; Beier, 1983; Chen *et al.*, 1997; Chen, 1999).



1) Los ooquistes que están en el agua son ingeridos por las larvas de mosquitos.
2) En el intestino medio, cada ooquiste libera 8 esporozoitos.
3) Los esporozoitos penetran las células epiteliales del intestino medio y se transforman en trofozoitos intracelulares.
4) Los trofozoitos salen de las células epiteliales y pasan por un estadio de trofozoito extracelular temprano (anclado a las células) y luego por una forma libre en el intestino medio.
5) Los trofozoitos extracelulares migran a los túbulos de Malpighi durante el día 1 de la pupa y se transforman en gametas.
6) Los gametocitos se forman por la fusión de dos gametas (gametogonia).
7) Dentro de cada gametocito se producen numerosos preooquistes durante el día 2 de la pupa.
8) Los ooquistes maduran en los túbulos de Malpighi del mosquito adulto.
9) Los ooquistes son liberados por el recto en los ambientes de cría durante la oviposición o la muerte de los adultos.

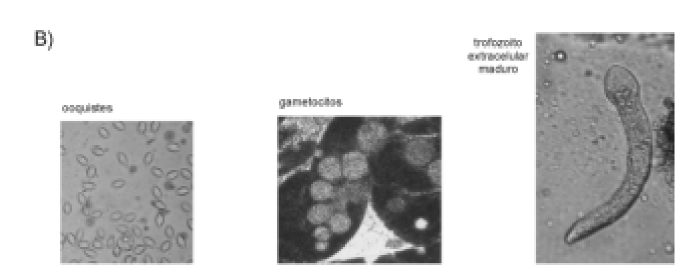


Fig. 1. A) Ciclo de vida de *Ascogregarina* spp.
B) Fotografías de distintos estadios de *Ascogregarina culicis* infectando a *Aedes aegypti* (originales de D. Vezzani).

Investigaciones sobre *Ascogregarina*

A pesar de que el género se conoce hace más de un siglo, los estudios publicados sobre este grupo son relativamente escasos. La mayoría de estos trabajos tratan sobre *A. taiwanensis* y/o *A. culicis* e involucran tanto estudios experimentales como de poblaciones naturales. Gran parte de las investigaciones están concentradas en Asia y Estados Unidos. Este grupo de parásitos ha sido estudiado con especial énfasis en su potencial uso para el control biológico de mosquitos de importancia sanitaria (Tseng, 2007). Independientemente de ello, las especies de *Ascogregarina* han resultado ser modelos interesantes y apropiados para el estudio de la relación parásito-hospedador debido a la gran especificidad que tienen por su hospedador en condiciones naturales, el gran tamaño de sus trofozoitos y la sincronización entre distintos estadios del parásito y el hospedador (Chen, 1999).

Varios de los trabajos que aportaron información de base sobre la biología de *Ascogregarina* fueron diseñados originalmente con el objetivo de buscar patógenos de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, principales vectores del dengue y la fiebre amarilla urbana. Barrett (1968), durante el Programa de Erradicación de *Ae. aegypti* de la década del 60 en Estados Unidos, reportó *A. culicis* en altas intensidades de infección y dañando larvas, pupas y adultos del mosquito. Desde entonces se realizaron numerosas investigaciones para evaluar a las especies del género como potenciales biocontroladores. En

general, las evidencias encontradas sugieren que estos parásitos no servirían para controlar las poblaciones de mosquitos, principalmente porque en el hospedador específico tienen un impacto bajo, mientras que en hospedadores no naturales la patogenicidad aumenta drásticamente y el parásito no logra completar su ciclo de vida (McCray *et al*., 1970; García *et al*., 1994; Reyes-Villanueva, 2004).

Por otro lado, existen argumentos para pensar que algunas *Ascogregarina* podrían ser de utilidad. *Ascogregarina culicis* puede establecerse y dispersarse al ser liberado artificialmente (Barrett *et al*., 1971) y la mortalidad de larvas de *Ae. albopictus* infectadas aumenta notablemente bajo condiciones de pocos nutrientes y altas densidades de inmaduros (Comiskey *et al*., 1999). Además, se ha demostrado que la susceptibilidad y patogenicidad varían entre distintas cepas de *Ascogregarina* y de sus hospedadores (Munstermann y Wesson, 1990; Sulaiman, 1992; Reyes-Villanueva *et al*., 2003). Tseng (2007) remarca que las infecciones con *Ascogregarina* pueden reducir el *fitness* tanto de hospedadores naturales como no naturales, y que bajo determinadas condiciones, como escasez de nutrientes y hacinamiento, introducciones de determinados parásitos podrían resultar en una disminución de las poblaciones de mosquitos. Estos trabajos en su conjunto sugirieren que, ciertas combinaciones de parásito-hospedador-ambiente podrían ser efectivas para disminuir las poblaciones de vectores.

Entre los estudios experimentales enfocados en infectar hospedadores no naturales, no existe un consenso respecto a la especificidad del hospedador (ver Lantova y Volf (2014) para una revisión del tema). Se han intentado infecciones cruzadas con 6 de las 9 *Ascogregarina* conocidas sobre distintas especies de mosquitos y los resultados fueron entre no concluyentes y contradictorios. En general, los valores de infección son muy elevados en las larvas del hospedador pero disminuyen abruptamente en el estado pupal. Esto sugiere que en la dinámica de infección de hospedadores no naturales el cuello de botella se encontraría en el estado pupal del mosquito. Respecto de la patogenicidad, el parásito causa un daño directo en el tejido donde se desarrolla; células epiteliales del intestino en las larvas y tubulos de Malpighi en los adultos. Entre los efectos mejores descriptos están el aumento de la mortalidad de larvas y pupas, reducción del peso de las pupas y del largo de las alas de los adultos (Barret, 1968; Beier, 1983; Walker *et al*., 1987; Siegel *et al*., 1992; Sulaiman, 1992; Comiskey *et al*., 1999).

Además del interés primario como biocontroladores, los estudios realizados en condiciones de campo aportan interesante información sobre la ecología de estas especies y particularmente de la sincronización entre el parásito y su hospedador. Los resultados obtenidos a distintas escalas espaciales indican que la prevalencia de *A. culicis* depende de la abundancia de su hospedador; por ej. Barrett (1968) en Texas, Beier *et al*. (1995) en el Caribe, y Vezzani y Wisnivesky (2006) en el Gran Buenos Aires. Por otro lado, los patrones estacionales de las abundancias de estos parásitos varían entre distintas regiones, y en algunos casos asociados marcadamente a los patrones de las abundancias estacionales de sus hospedadores (Barrett *et al*., 1971; García *et al*., 1994; Comiskey *et al*., 1999; Vezzani y Wisnivesky, 2006). Estas variaciones espaciales y temporales responden, en parte, a las características del ambiente, y en este sentido la temperatura podría tener un rol central dado que afectaría no sólo al mosquito sino también a las gregarinas (Chen y Yang, 1996; Chen, 1999; Roychoudhury y Kobayashi, 2006).

Estado del conocimiento en Sudamérica

En Sudamérica, la presencia de *Ascogregarina* ha sido confirmada solo en Brasil y Argentina. Durante inicios del siglo pasado, Marchoux *et al.* (1903) registraron la existencia de *A. culicis* infectando a *Ae. aegypti* en Brasil (Dellapé *et al*., 2005). Un siglo después, *A. taiwanensis* y *A. culicis* fue documentado por primera vez en tiempos modernos en Manaos, Brasil (Tadei y Passos, 2004; Passos y Tadei, 2008). Casi simultáneamente, en nuestro país se detectó *A. culicis* en larvas, pupas y adultos de *Ae. aegypti* en la Ciudad de La Plata (Dellapé *et al*., 2005). Finalmente, otras dos investigaciones fueron enfocadas sobre *A. culicis* en la Ciudad de Buenos Aires y sus alrededores (Vezzani y Wisnivesky, 2006; Albicócco y Vezzani, 2009). Coincidiendo con los registros en otros continentes, la infección natural se observó en *Ae. albopictus* para *A. taiwanensis* y en *Ae. aegypti* para *A. culicis.*

Luego que Tadei y Passos (2004) realizaran el reporte preliminar sobre el hallazgo de *A. taiwanensis* y *A. culicis* en Brasil, los mismos autores, publicaron el trabajo en extenso. En el mismo, detallan las prevalencias, intensidades de infección, y variaciones estacionales de ambos parásitos en inmaduros de *Aedes* en larvitrampas colocadas en 6 barrios de Manaos, en la región del Amazonas (Passos y Tadei, 2008). Básicamente, encuentran gran variabilidad espacial en las prevalencias entre barrios, tanto de *A. culicis* en *Ae. aegypti* (22-95%) como de *A. taiwanensis* en *Ae. albopictus* (21-

93,5%). También describen importantes variaciones de las prevalencias entre los meses estudiados pero sin un patrón definido que pueda asociarse a variaciones del hospedador. Las intensidades de infección máximas observadas fueron de 382 trofozoitos en *Ae. albopictus* y 582 en *Ae. aegypti.*

En Argentina, los tres estudios existentes corresponden a clima templado y registraron valores máximos de prevalencias muy inferiores a los de Brasil; 31% (Dellapé *et al.*, 2005), 37% (Vezzani y Wisnivesky, 2006), y 19,9% (Albicócco y Vezzani, 2009). El estudio de Vezzani y Wisnivesky (2006) describe la variación estacional de *A. culicis* infectando adultos de *Ae. aegypti* en dos áreas del gran Buenos Aires. El principal resultado de la investigación sugiere que la prevalencia del parásito esta asociada espacial y temporalmente con la abundancia del hospedador. Posteriormente, Albicócco y Vezzani (2009) encontraron la misma asociación espacial y temporal entre la prevalencia del parásito y la abundancia del hospedador, pero esta vez monitoreando a los inmaduros de *Ae. aegypti* en un cementerio de Buenos Aires. Además, observaron que cuando un recipiente era positivo al parásito, la mayoría (aprox. 85%) de las larvas del recipiente estaban infectadas, y que la prevalencia era mayor en recipientes ubicados en la sombra. Respecto de la intensidad de la infección, la media observada fue de 9 trofozoitos por larva (máx. 200) y 6 gametocitos por pupa (máx. 55).

Considerando que *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* están prácticamente en todos los países del continente, es evidente que la falta de registro de *Ascogregarina* se debe simplemente a la ausencia de investigaciones que lo busquen. De modo similar, es probable que otros mosquitos endémicos de Sudamérica estén parasitados por especies de *Ascogregarina* desconocidas por la ciencia. Hasta nuestro conocimiento, no existen estudios sobre especificidad ni patogenicidad de las cepas de *Ascogregarina* sudamericanas.

¿Una farsa insostenible?

Unos pocos autores incluyeron la discusión explícita sobre la utilidad de *Ascogregarina* como agente de control biológico de mosquitos. Barrett (1968) y Sulaiman (1992) consideran que pueden resultar útiles, mientras que Walker *et al.* (1987), Siegel *et al*. (1992) y Tseng (2007) concluyen que no. Básicamente, en condiciones ambientales puntuales, con determinadas combinaciones de parásitos y hospedadores, podrían llegar a servir para control biológico. Siendo apenas escépticos, podemos afirmar que no es un panorama promisorio. Después de más de un siglo desde el descubrimiento de *A. culicis* y un centenar de publicaciones científicas sobre especies del género, no existe evidencia que alguno de estos parásitos pueda ser utilizado para el control eficiente de alguna especie de mosquito en condiciones naturales.

Por otro lado, la información disponible sobre estas especies en Sudamérica sigue siendo realmente escasa y estudios de base aún son necesarios para comprender su ecología a escala local. Finalmente, y quizás más importante, algunas *Ascogregarina* causan serios daños en las colonias de mosquitos de laboratorio (Lantova y Volf, 2014). Entonces, aunque estos organismos no resulten de utilidad como agentes de control biológico, la comprensión de sus ciclos de vida y ecología resulta fundamental para poder controlarlos a ellos como parásitos en las colonias de laboratorio. Y en última instancia, dichas colonias son fundamentales para los estudios de control de mosquitos vectores de enfermedades.

En resumen, profundizar las investigaciones sobre este grupo de parásitos podría parecer una farsa debido al escaso potencial encontrado hasta el momento. Sin embargo, no cabe duda que las cepas sudamericanas de *Ascogregarina* también presentan una oportunidad inexplorada. Farsa o no, esperamos que el presente capítulo despierte la curiosidad de algunos investigadores.

Bibliografía

1. Albicócco AP, Vezzani D. 2009. Further study on *Ascogregarina culicis* in temperate Argentina: prevalence and intensity in *Aedes aegypti* larvae and pupae. J Invertebr Pathol. 101: 210-214.

2. Barrett WL. 1968. Damage caused by *Lankesteria culicis* (Ross) to *Aedes aegypti* (L.). Mosq News. 28: 441-444.

3. Barrett WL, Miller FM, Kliewer JW. 1971. Distribution in Texas of *Lankesteria culicis* (Ross), a parasite of *Aedes aegypti* (L.). Mosq. News. 31: 23-27.

4. Beier JC. 1983. Effects of gregarine parasites on the development of *Dirofilaria immitis* in *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 20: 70-75.

5. Beier JC, Chadee DD, Charran A, Comiskey NM, Wesson DM. 1995. Country-wide prevalence of *Ascogregarina culicis* (Apicomplexa: Lecudinidae), a protozoan parasite of *Aedes aegypti* in Trinidad, West Indies. J Am Mosq Control Assoc. 11: 419-423.

6. Ben-Dov E. 2014. *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* and its dipteran-specific toxins. Toxins. 6: 1222-1243.

7. Chen WJ. 1999. The life cycle of *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae). Parasitol Today. 15: 153-156.

8. Chen WJ, Chow CI, Wu ST. 1997. Ultrastructure of infection, development and gametocyst formation of *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in its mosquito host, *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Eukaryot Microbiol. 44: 101-108.

9. Chen WJ, Yang CH. 1996. Developmental synchrony of *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) within *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 33: 212-215.

10. Clopton RE. 2002. Phylum Apicomplexa Levine, 1970: Order Eugregarinorida Léger, 1900. En: Lee JJ, Leedale G, Patterson D, Bradbury PC, eds. Illustrated Guide to the Protozoa, 2nd edition. Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists. pp. 205-288

11. Comiskey NM, Lowrie Jr RC, Wesson DM. 1999. Role of habitat components on the dynamics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) from New Orleans. J Med Entomol. 36: 313-320.

12. Dellapé ME, Marti GA, Tranchida MC, García JJ. 2005. First record of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae) infected by the parasite *Ascogregarina culicis* (Ross) (Apicomplexa: Lecudinidae) in Argentina. Entomol Vect. 12: 111-115.

13. Desportes I. 2013. Systematics of terrestrial and freshwater gregarines. En: Desportes I, Schrevel J, eds.Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Bilogy, The Gregarines, vol. 2. Leiden, The Netherlands: Koninklijke Brill NV. pp. 377-710.

14. García JJ, Fukuda T, Becnel JJ. 1994. Seasonality, prevalence and pathogenicity of the gregarine *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in mosquitoes from Florida. J Am Mosq Control Assoc. 10: 413-418.

15. Lacey LA, Frutos R, Kaya HK, Vail P. 2001. Insect pathogens as biological control agents: do they have a future? Biol Control. 21: 230-248.

16. Lantova L, Volf P. 2014. Mosquito and sand fly gregarines of the genus *Ascogregarina* and *Psychodiella* (Apicomplexa: Eugregarinorida, Aseptatorina) – Overview of their taxonomy, life cycle, host specificity and pathogenicity. Infect Genet Evol. 28: 616-627.

17. Marchoux E, Salimbeni A, Simond PL. 1903. La fievre jaune. Rapport de la mission francaise. Ann Inst Past. 17: 665-673.

18. McCray EM, Fay RW, Schoof HF. 1970. The bionomics of *Lankesteria culicis* and *Aedes aegypti*. J Invertebr Pathol. 16: 42-53.

19. Morales M, Ocampo C, Cadena H, Copeland C, Termini M, Wesson DM. 2005. Differential identification of *Ascogregarina* species (Apicomplexa: Lecudinidae) in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) by the polymerase chain reaction. J Parasitol. 91: 1352-1356.

20. Munstermann LE, Wesson D. 1990. First record of *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in North American *Aedes albopictus*. J Am Mosq Control Assoc. 6: 235-243.

21. Passos RA, Tadei WP. 2008. Parasitism of *Ascogregarina taiwanensis* and *Ascogregarina culicis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in larvae of *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from Manaus, Amazon region, Brazil. J Inv Pathol. 97: 230-236.

22. Reyes-Villanueva F. 2004. Generalidades y potencialidad en biocontrol de las gregarinas entomoparásitas. Ciencia UANL. 7: 355-360.

23. Reyes-Villanueva F, Becnel JJ, Butler JF. 2001. Morphological traits for distinguishing extracellular gamonts of *Ascogregarina culicis* and *Ascogregarina taiwanensis* in *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus*. J Invertebr Pathol. 77: 227-229.

24. Reyes-Villanueva F, Becnel JJ, Butler JF. 2003. Susceptibility of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* larvae to *Ascogregarina culicis* and *Ascogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) from Florida. J Invertebr Pathol. 84: 47-53.

25. Rowton ED, Copeland RS, Craig GB. 1987. Isolation of *Ascogregarina* sp. (Eugregarinida, Lecudinidae) from *Aedes hendersoni*. J Am Mosq Control Assoc. 3: 646-647.

26. Roychoudhury S, Isawa H, Hoshino K, Sasaki T, Saito N, Sawabe K, Kobayashi M. 2007. Comparison of the morphology of oocysts and the phylogenetic analysis of four *Ascogregarina* species (Eugregarinidae: Lecudinidae) as inferred from small subunit ribosomal DNA sequences. Parasitol Int. 56: 113-118.

27. Roychoudhury S, Kobayashi M. 2006. New findings on the developmental process of *Ascogregarina taiwanensis* and *Ascogregarina culicis* in *Aedes albopictus* and *Aedes aegypti.* J Am Mosq Control Assoc. 22: 29-36.

28. Siegel JP, Novak RJ, Maddox JV. 1992. Effects of *Ascogregarina barretti* (Eugregarinida: Lecudinidae) infection on *Aedes triseriatus* (Diptera, Culicidae) in Illinois. J Med Entomol. 29: 968-973.

29. Sulaiman I. 1992. Infectivity and pathogenicity of *Ascogregarina culicis* (Eugregarinida: Lecudinidae) to *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 29: 1-4.

30. Tadei W, Passos RA. 2004. Registro de *Ascogregarina taiwanensis* e *Ascogregarina culicis* (Apicomplexa: Lecudinidae) em larvas de *Aedes albopictus* e *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) em áreas urbana e periurbana de Manaus, AM. Reuniao Regional da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciencia, 22-25 Setiembre, Manaus. pp. 28.

31. Templeton TJ, Enomoto S, Chen WJ, Huang CG, Lancto CA, Abrahamsen MS, Zhu G. 2010. A genome-sequence survey for *Ascogregarina taiwanensis* supports evolutionary affiliation but metabolic diversity between a gregarine and *Cryptosporidium*. Mol Biol Evol. 27: 235-248.

32. Tseng M. 2007. *Ascogregarine* parasites as possible biocontrol agents of mosquitoes. J Am Mosq Control Assoc. 23: 30-34.

33. Vezzani D, Wisnivesky C. 2006. Prevalence and seasonality of *Ascogregarina culicis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in natural populations of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) from temperate Argentina. J Invertebr Pathol. 91: 183-187.

34. Votypka J, Lantova L, Ghosh K, Braig H, Volf P. 2009. Molecular characterization of gregarines from sand flies (Diptera: Psychodidae) and description of Psychodiella n. g. (Apicomplexa: Gregarinida). J Eukaryot Microbiol. 56: 583-588.

35. Walker ED, Poirier SJ, Veldman WT. 1987. Effects of *Ascogregarina barretti* (Eugregarinida: Lecudinidae) infection on emergence success, development time, and size of *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) in microcosms and tires. J Med Entomol. 24: 303-309.

36. Wisnivesky C. 2003. Ecología y Epidemiología de las Infecciones Parasitarias. 1 ed. Costa Rica: Libro Universitario Regional Press.

Entomonematodos como agentes de control biológico de mosquitos en Argentina

María F. **Achinelly**
María V. **Micieli**

Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), CCT La Plata (CONICET), Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires.

fachinelly@cepave.edu.ar
victoria@cepave.edu.ar

Los culícidos constituyen uno de los grupos de insectos con mayor número de especies, siendo responsables de provocar numerosas enfermedades, la mayoría graves para el hombre. Ante este escenario, el uso de los enemigos naturales para su control es una alternativa segura para el ambiente, y específica, que puede ser eficaz a largo plazo.

Los nematodos constituyen un grupo de parásitos y patógenos comunes en insectos que pueden producir importantes epizootias naturales con elevadas prevalencias. Son capaces de regular las poblaciones de insectos y mantenerlas por debajo de los niveles de daño económico y/o transmisión de enfermedades.

Nematodos parasitoides (Mermithidae) como enemigos naturales de mosquitos

Mermithidae constituye la única familia de nematodos aislada a partir de culícidos (Petersen, 1985; Platzer, 2007).

Son parásitos obligados de la cavidad general de insectos a la que penetran activamente. Parásitos letales, presentan un importante sincronismo con el ciclo de su hospedador, ocasionando epizootias importantes. Su parasitismo ha sido reportado en al menos 100 especies hospedadoras (Petersen y Chapman, 1979; Becnel y Johnson, 1998).

En su ciclo de vida, ingresan en forma activa en un hospedador cuando se encuentran en el estadio juvenil 2 (estado prepárasito o J2), que conforma la forma infectante, alimentándose y desarrollándose hasta juvenil 4 (estado postparásito o J4) el cual emerge al ambiente lo cual produce un efecto letal.

Los mermítidos son considerados potenciales agentes de control biológico debido a su ciclo de vida, su seguridad medioambiental, especificidad de hospedador, facilidad de aplicación, letalidad, y el potencial de reciclado y establecimiento en el campo a largo plazo (Petersen, 1985; Chandhiran y Paily, 2015).

Entre los mermítidos más estudiados se encuentran el nematodo *Romanomermis culicivorax* Ross y Smith, *Romanomermis iyengari* Welch y *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, siendo este último aislado en Argentina.

Romanomermis culicivorax aislado originalmente en Estados Unidos, constituye el primer nematodo parásito de mosquitos considerado y evaluado como agente de control biológico, tanto en condiciones experimentales como naturales (Petersen y Chapman, 1979; Platzer, 2007). Ha sido producido masivamente en laboratorio en larvas de *Culex pipiens quinquefasciatus* y utilizado como agente de control biológico en poblaciones naturales para el control de larvas de *Anopheles pseudopunctipennis* y *Cx. quinquefasciatus* (Petersen y Willis, 1972a; b; Santamarina *et al*., 1996). Inclusive el nematodo logró establecerse en criaderos en los que había sido introducido mediante la liberación de las formas infectivas (Petersen y Willis, 1975).

Romanomermis iyengari es una especie inicialmente aislada de anofelinos provenientes de la localidad de Bangalore, India, cuyos estados inmaduros crían en arrozales (Gajanana *et al*., 1978). Posteriormente, se evaluó y observó susceptibilidad de infección a este nematodo por un gran número de especies y géneros de mosquitos, tanto en condiciones de laboratorio y campo (Santamarina y Bellini, 2000; Pailey y Belaraman, 2000).

Mermitidos aislados de mosquitos en Argentina

En Argentina se han descrito hasta el presente solo dos especies parásitas de culícidos: *S. spiculatus*, en larvas del mosquito *Aedes albifasciatus* (Poinar y Camino, 1986), e *Hydromermis* sp., en larvas de *Psorophora ferox* (Camino, 1989), ambas en la provincia de Buenos Aires.

Strelkovimermis spiculatus

El mermítido *S. spiculatus* se halló por primera vez en el arroyo Miguelín, Punta Lara, partido de Ensenada, (Poinar y Camino, 1986), en *Ae. albifasciatus* y posteriormente en otros hospedadores culí-

cidos en criaderos inundados por lluvias (García y Camino, 1990; García *et al*., 1994; Achinelly y Micieli, 2013) localizados en la Provincia de Buenos Aires (Fig. 1). Recientemente López *et al*. (2016) registraron la presencia de este nematodo en poblaciones naturales de *Ae. albifasciatus*, *Ae. crinifer* y *Culex eduardoi* en la localidad de Mar del Plata, ampliando su distribución.

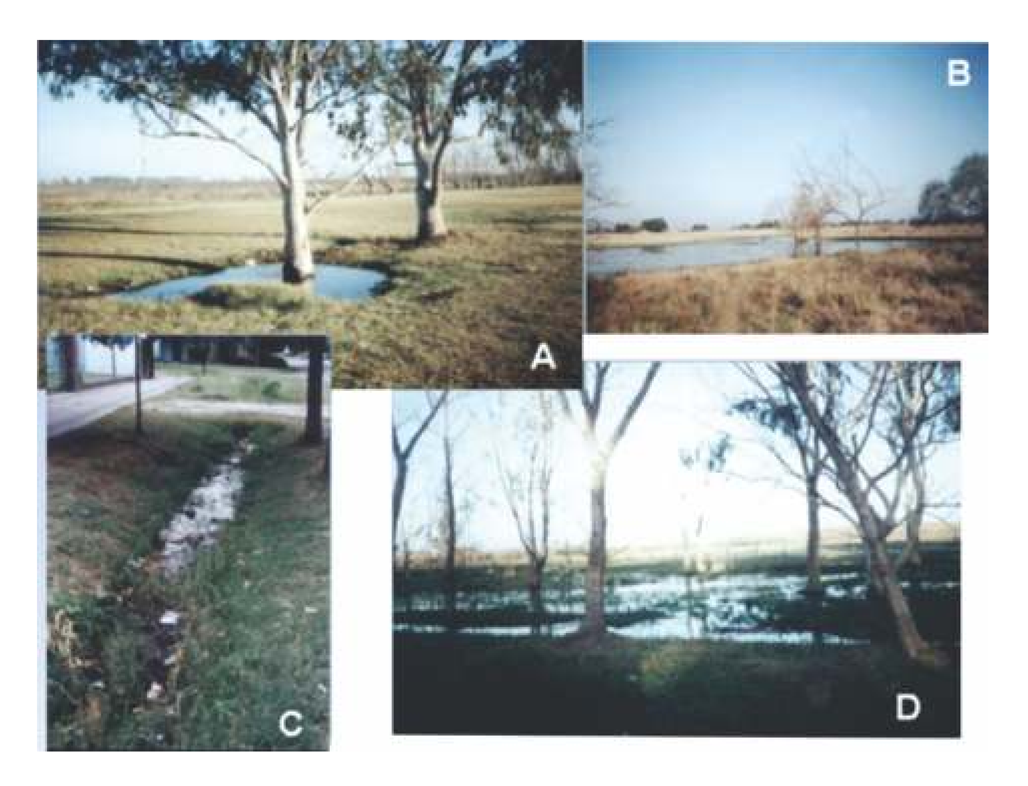


Figura 1: Sitios de cría de culícidos. A, B y D) Ambientes de inundación temporaria. C) Ambiente de inundación semipermanente.

Ciclo de vida

El ciclo biológico de *S. spiculatus* tiene una duración aproximada de 35 días siendo similar al de otros mermítidos acuáticos, aunque varía dependiendo de la temperatura (Camino y Reboredo, 1994). Los adultos colocan los huevos en el ambiente en el que se encuentran, lugar donde sucede el desarrollo embrionario con una duración aproximada de ocho días, a 20 °C (Camino y García, 1988), siete días a 25 ºC y 14 días a 16 ºC (Micieli *et al*., 2012b). Posteriormente, el estado infectante (J2) sale del huevo y penetra activamente en la larva del mosquito hospedador utilizando un estilete y alojándose en el hemocele. Allí muda a juvenil 3 (J3) y luego a juvenil 4 (J4) que abandona el hospedador, provocando su muerte. Finalmente, se entierra en el sustrato de los criaderos y muda al estado adulto donde copula y ovipone completando su ciclo (Fig. 2).

El período de oviposición comienza a los 12 días posteriores a la emergencia de los J4, y continúa hasta los 51 días a 16 ºC y un fotoperíodo de 12:12 Luz: Oscuridad (L:O) (Micieli *et al*., 2012b). Cada hembra tiene el potencial de producir un promedio de 6.500 huevos si los machos están continuamente presentes (Undeen *et al*., 1996).

El mermítido *S. spiculatus* se adapta muy bien al ciclo de vida de sus hospedadores, tolera niveles elevados de salinidad, materia orgánica, y temperaturas (4 a 27 ºC) (Camino y García, 1991; Achinelly y García, 2003), y presenta una mayor tolerancia a permanecer latente por largos períodos de sequía del ambiente (Camino y García, 1991).

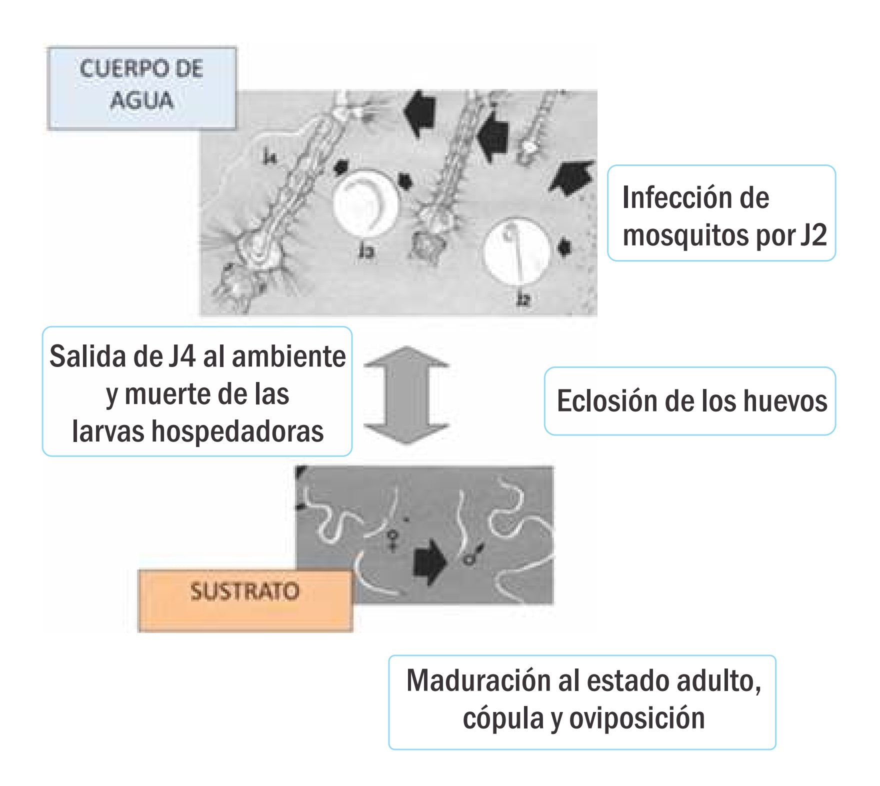


Figura 2: Ciclo de vida del nematodo *Strelkovimermis spiculatus* en sitios de cría de culícidos. J2: juvenil preparásito; J3: juvenil parásito; J4: juvenil postparásito.

Producción masiva

Strelkovimermis spiculatus puede ser mantenido en condiciones de cría en laboratorio utilizando una especie de mosquito como hospedador. Camino y Reboredo (1996) describieron un procedimiento para la producción *in vivo* de este mermítido utilizando *Cx. pipiens*, el cual fue optimizado posteriormente por Achinelly y Micieli (2009). Los juveniles postparásitos emergidos de larvas de culícidos naturalmente infectados en laboratorio, o procedentes de campo, se colocan en recipientes de cría de 10 x 15 cm, con arena esterilizada (2 cm de espesor) y agua declorinada (3 cm de profundidad). Cuando los nematodos se internan en el sustrato se elimina el exceso de agua y los recipientes de cría se cubren y conservan en la oscuridad, por un período mínimo de 5 semanas (Fig. 3). Durante este período los nematodos maduran sexualmente, copulan y las hembras depositan los huevos en el sustrato. El desarrollo embrionario tiene lugar durante ese tiempo y transcurrido ese período mínimo, las bandejas se inundan con agua declorinada para la eclosión de los estadios infectantes del nematodo (J2) en las 12 hs siguientes. Posteriormente el agua con las formas infectantes se colocan en una probeta graduada, y se cuantifica el número de J2 producidas por diluciones volumétricas. Las J2 del nematodo se exponen a larvas de estadio II de un hospedador culícido (entre 500 a 1.000 larvas) en una relación entre 4 y 7:1 (J2/hospedador), dosis que aseguran entre un 81 a 87,5 % de parasitismo (Achinelly y Micieli, 2011). Las infecciones se realizan en recipientes plásticos de 21 cm de diámetro con 1.000 ml de agua declorinada durante 24 hs. Los nematodos se desarrollan en las larvas de culícidos durante 5 a 7 días (Fig. 3). Para detener la infección, se eliminan los preparásitos del nematodo, haciendo pasar el agua de los recipientes por una red que retiene las larvas y permite el paso de las J2. Las larvas del culícido se separan para su desarrollo en bandejas plásticas de 38 x 28 cm, con 1,5 litros de agua declorinada y alimento para cobayos. Cuando las larvas de mosquito llegan a estadio IV se colocan para la emersión de los postparásitos a partir de sus hospedadores sobre un tamiz, superpuesto a una bandeja de 30 cm de largo x 17 cm de ancho x 8 cm de profundidad, que retiene las larvas de culícidos y permite el paso de los J4 del nematodo, los cuales se depositan sobre el fondo de la bandeja y se recolectan con una aguja de disección doblada en L. El peso de los nematodos obtenidos en cada infección se determina en una balanza digital y se transportan a los recipientes de cría para completar su desarrollo (Fig. 3). Una vez que los nematodos postparásitos y/o adultos se entierran, se elimina el exceso de agua, los cultivos se tapan, y se almacenan

nuevamente un mínimo de cinco semanas hasta ser inundados para la obtención de las formas infectantes (Fig. 3). Las colonias del nematodo pueden ser mantenidas correctamente en el laboratorio a una temperatura de 26 °C ± 1 y 85 % de humedad relativa.

Entre los resultados obtenidos para lograr la mayor eficiencia de producción de formas infectantes de *S. spiculatus*, Camino y Reboredo (1996) determinaron como densidad óptima 22 nematodos adultos por cm^2 de arena en los recipientes de cría (30 X 20 X 7 cm y arena de 2 cm de espesor) y una relación de sexos de 2 machos por hembra.

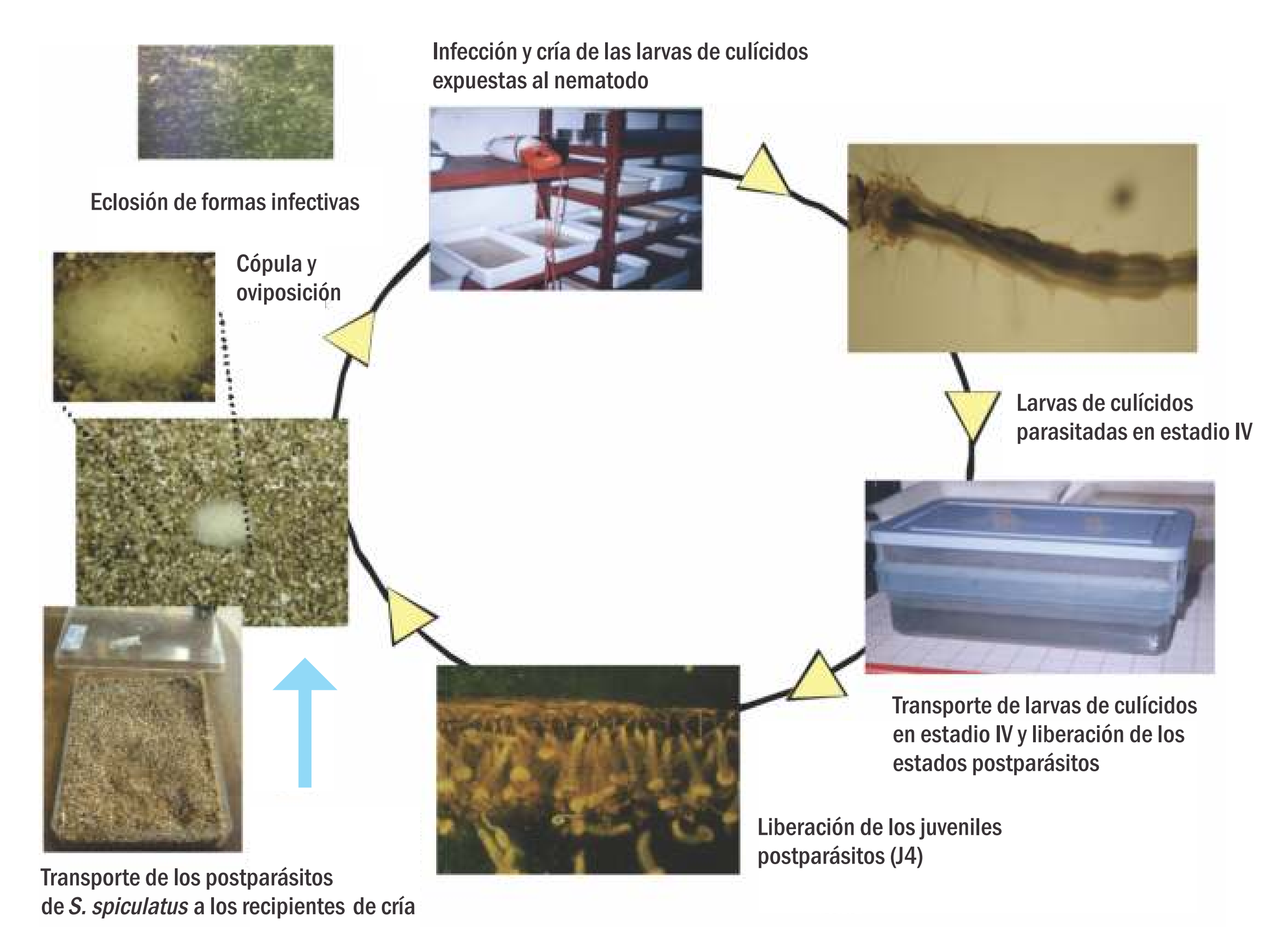


Figura 3: Metodología de cría para el nematodo *Strelkovimermis spiculatus.*

Con el objetivo de optimizar la producción masiva de *S. spiculatus*, Achinelly y Micieli (2011) probaron diferentes dosis (entre 1:1 y 10:1 J2/hospedador) para obtener una mayor eficiencia en las infecciones (Nº postparásitos obtenidos/Nº preparásitos iniciales). Los autores determinaron la mayor eficiencia (32 %) para una dosis de 1:1 (J2/hospedador). Por el contrario cuando la dosis se aumentó a 10:1 (J2/hospedador), la eficiencia disminuyó al 10 %. Los niveles elevados de infección por mermítidos pueden favorecer el parasitismo múltiple, incrementándose el número de machos y disminuyendo potencialmente la producción de J2 (Petersen, 1972; Camino y Reboredo, 1994). La utilización de la dosis 10:1, mostró un leve incremento en la producción de machos, lo que debería tenerse en cuenta ya que podría interferir en la producción de juveniles preparásitos. Por lo tanto una dosis de 4:1 (J2/hospedador) sería adecuada para la producción masiva de juveniles postparásitos en el laboratorio, ya que permitiría obtener un alto valor de infección, superior al 80 %, resultando en una producción de J4 más elevada, una adecuada relación de sexos y una eficiencia intermedia (16 %) respecto al resto de las

dosis testeadas (Achinelly y Micieli, 2011). Si consideramos que los valores de producción de J2 registrados por Petersen y Willis (1972a), utilizando el nematodo *R. culicivorax* (0,1 a 1 x 10^7), se obtuvieron a partir de 10 a 15 gramos de J4 por cultivo y los obtenidos por Camino y Reboredo (1996) con el nematodo *S. spiculatus* (0,7 a 1 x 10^6 J2) a partir de una densidad de 22 postparásitos por cm^2 (aproximadamente 3 gramos de nematodos por cultivo), los resultados registrados por Achinelly y Micieli (2011) mostraron valores más elevados en la producción de J2 de este nematodo (0,2 a 1,2 x 10^6) a partir de 1 gramo de estados postparásitos.

Entre los problemas que pueden presentarse en los sistemas de cría, podemos mencionar un amplio espectro de hongos capaces de atacar los nematodos, constituyendo una amenaza para la producción, ya que pueden llegar a destruir colonias enteras. En este sentido, el hongo *Catenaria anguillulae* Sorokin, fue citado sobre huevos, juveniles y adultos del nematodo *R. culicivorax* provocando una importante disminución en la eclosión de los estados preparásitos (Stirling y Platzer, 1978). El agregado de ácido acético a las bandejas de cría de las larvas expuestas al nematodo, puede disminuir la contaminación por *C. anguillulae* de las J4 emergidas. Sin embargo, la disminución brusca del pH, puede afectar a los diferentes estados del nematodo y consecuentemente a la producción de J2 en los cultivos (Platzer y Stirling, 1971).

El desarrollo de hongos nematófagos pertenecientes a los géneros *Myzocytiopsis* Dick y *Catenaria*, se ha descripto sobre J4 y adultos de *S. spiculatus* entre las 48 a 72 hs postemergencia de los nematodos a partir de sus hospedadores (Achinelly, 2004). Por tal motivo, cuando se realiza la cría de estos organismos, es importante eliminar aquellos nematodos que no se hayan enterrado en los recipientes de cría durante las primeras 24 a 48 hs, a efectos de disminuir la contaminación de los cultivos.

Con el objetivo de simular sitios de cría de mosquitos sometidos a diferentes regímenes de inundación, y determinar la biología de *S. spiculatus* en estos ambientes, la producción masiva de J2 se analizó bajo dos sistemas diferentes de producción, con y sin períodos de desecación.

Cultivos sometidos a desecación produjeron el máximo de J2 en el primer ciclo de inundación (cinco semanas de desecación), pero la emergencia continuó durante 10 semanas dando un total de 4,5 x 10^5 J2 por bandeja de cría. Cuando estos fueron sometidos a inundaciones permanentes, se observó una importante disminución en la producción, debida a la eclosión no simultánea de los huevos del nematodo, con valores inferiores a 6,2 x 10^4 por bandeja de cría después a las cinco semanas de permanecer inundado.

La eclosión no sincrónica o continua de los huevos del nematodo en ambientes permanentes como los sitios de cría de *Cx. pipiens*, impediría la presencia de elevados valores de J2, resultando en prevalencias bajas y tal vez dificultando el establecimiento del nematodo en estos sitios de cría. Sin embargo, los juveniles preparásitos eclosionados en cultivos inundados semanal y permanentemente conservaron en todo momento la capacidad de infectar, constituyendo un atributo positivo si se desea utilizar *S. spiculatus* como agente de control biológico de culícidos en ambos tipos de ambientes.

Biología de *Strelkovimermis spiculatus* en ambientes de cría de culícidos

Sitios de cría de inundación temporaria

Las epizootias producidas por este nematodo son comúnmente observadas en poblaciones naturales del mosquito plaga *Ae. albifasciatus* en la provincia de Buenos Aires (Micieli y García, 1999; Campos y Sy, 2003; Micieli *et al*., 2012a). También se han registrado otras especies de mosquitos parasitadas en estos ambientes cuando han quedado inundados por períodos de tiempo más prolongados de lo habitual, pero siempre en niveles enzoóticos (García *et al*., 1994; Maciá *et al*., 1995; 1997; Achinelly y Micieli, 2013). Inclusive, poblaciones de este nematodo presentaron variaciones en los valores de prevalencia en ambientes con similares características, cuyas causas se desconocen. Micieli *et al*. (2012a), determinaron tres comportamientos diferentes, al estudiar la dinámica poblacional de *S. spiculatus* en sitios de cría temporarios de mosquitos en diferentes barrios del partido de La Plata y Ensenada: un primer ambiente ubicado en Punta Lara (partido de Ensenada) con una reducción de larvas de mosquitos del 80,7 % debido a la presencia de este parásito, donde fueron infectadas el 100 % de las cohortes; una situación intermedia en el barrio de Los Hornos (partido de La Plata), con un 41,9 % de reducción, un menor porcentaje de parasitismo cercano y superior al 50 %, aunque la infección por nematodos se registró en el 92,9 % de las cohortes, y un tercer criadero, en otro sector de Punta Lara, con una reducción larval del 2,7 %, donde sólo el 46,0 % de las cohortes de mosquitos estaban parasitadas

en niveles de infección por debajo del 50 %. En el mismo estudio, el área de inundación fue la única variable significativa asociada con los porcentajes de infección, los cuales se correlacionaron positivamente con el número medio de nematodos por larva emergidos, y con la proporción macho-hembra emergidos en cada cohorte a partir de las larvas de mosquito.

En otro estudio a campo llevado a cabo en Buenos Aires, se construyeron tablas de vida de seis cohortes de estados inmaduros de *Ae. albifasciatus* con el objetivo de estudiar la mortalidad atribuible al nematodo. Dos cohortes fueron seleccionadas para comparar la incidencia de parásitos con bajo y alto parasitismo. Un valor de "K" (*Killing power*) alto se obtuvo cuando la prevalencia del parásito fue 86,9 %, y menor en una cohorte con bajo parasitismo. En este estudio el parasitismo ocurrió durante todas las estaciones, pero *S. spiculatus* persistió hasta el estado adulto en mosquitos, sólo en el verano y el otoño, cuando ocurrieron infecciones por el parásito a partir de larvas de tercero y cuarto estadio. La proporción de adultos parasitados fue de 14,2 % y 5,7 % en las dos cohortes comparadas (Campos y Sy, 2003). El tiempo medio de supervivencia de adultos de esta especie de mosquito infectados por el nematodo fue estimada en 16 días (Di Battista *et al.*, 2015) mientras que Camino y Reboredo (1994) determinaron que cuatro días era el tiempo de supervivencia máximo de adultos parasitados.

Sitios de cría de inundación semipermanente

El parasitismo por *S. spiculatus* también fue observado en larvas de mosquito que crían en ambientes de inundación semipermanente. Valores de infección menores al 50 % fueron observados en larvas de *Cx. pipiens* en zanjas de desagües domiciliarios (García y Camino, 1990; Muttis *et al*., 2013).

Infecciones en laboratorio en agua proveniente de estos criaderos demostraron una prevalencia considerablemente inferior respecto de la obtenida en aguas provenientes de ambientes de inundación temporaria, con una marcada reducción de los porcentajes de parasitismo tanto en larvas de *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens*. La viabilidad de las formas infectivas también fue evaluada, registrándose una supervivencia de las J2 del 1 % al transcurrir 48 hs de exposición en agua proveniente de las zanjas, respecto del 88 % en los controles proveniente de sitios de cría de inundación temporaria.

La mortalidad observada condujo a analizar las características físico-químicas de las aguas de los criaderos. Los resultados obtenidos, evidenciaron el alto nivel de fósforo y amonio en las zanjas de desagüe pluvio-domiciliario. La presencia de fósforo depende generalmente del aporte de detergentes provenientes de los desagües domiciliarios. El alto contenido de este ión podría disminuir la absorción de oxígeno atmosférico debido a la formación de una película superficial ocasionando la muerte de los nematodos en los criaderos. El alto contenido de amonio (superior a los 0,5 mg/L) permitió considerar a las aguas provenientes de las zanjas como químicamente contaminadas (Achinelly, 2004).

Strelkovimermis spiculatus fue vinculado como vector de otros agentes infecciosos en larvas de mosquitos. Muttis *et al*. (2013) observaron que infecciones de un virus iridiscente de mosquito (MIV) en larvas de *Cx. pipiens* estaría asociado a la presencia de *S. spiculatus* en condiciones de campo. Experiencias en el laboratorio y observaciones al microscopio electrónico de transmisión (MET) de partículas virales en la cutícula del mermítido sugirieron que el nematodo funcionaría como un vector del MIV facilitando el ingreso del mismo en el hemocele de las larvas de mosquito evidenciando una asociación entre ambos patógenos en el mecanismo de infección de los estados inmaduros de los insectos (Muttis *et al*., 2015).

Estudios moleculares

La utilización de técnicas moleculares podría ser útil para la identificación de especies crípticas y para estudiar la variación de nucleótidos y su utilidad en la dinámica de la población de estos parásitos. En este sentido, Belaich *et al.* (2015) realizaron la caracterización molecular de poblaciones de *S. spiculatus* provenientes de ambientes temporarios (Micieli *et al*., 2012a) y de zanjas de desagüe domiciliario, para identificar variaciones nucleotídicas responsables de las diferencias observadas en los niveles de infección entre aislamientos. Los autores determinaron secuencias parciales del gen nuclear 18S RNAr (761 pb) y un *locus* mitocondrial ND4 (795 pb) obtenidas a partir de nematodos que infectaron larvas de *Cx. pipiens*, *Cx. dolosus* y *Ae. albifasciatus* provenientes de ambos criaderos. El alineamiento de las secuencias nucleotídicas obtenidas reveló alta homología con secuencias nucleotídicas del nemotodo *S. spiculatus* presentes en las bases de datos públicas (NCBI Nº de acceso DQ665654.1 y NC_008047.1) tanto para el gen nuclear 18S como para el genoma mitocondrial completo, conteniendo al gen ND4 (subunidad 4 de la NADH desidrogenasa), con porcentajes de identidad que oscilaron entre 97 a 100 % indicando que las poblaciones del nematodo podrían ser diferenciadas mediante este análisis.

En el mismo sentido poblaciones de *S. spiculatus* provenientes de larvas de *Ae. albifasciatus*, *Ae. crinifer* y *Cx. eduardoi* aisladas en las afueras de la

ciudad de Mar del Plata, fueron identificadas de acuerdo a sus caracteres morfológicos y moleculares a través de la amplificación y secuenciación de fragmentos de los genes COI y 18S RNAr-ITS1-5.8S RNAr-ITS2-28S RNAr (Lopez *et al*., 2016).

Aplicación a campo

El nematodo *S. spiculatus* fue introducido en sitios de cría de mosquitos. A partir de las liberaciones de estados infectivos en recipientes artificiales, habituales sitios de cría de culícidos, donde se demostró la capacidad del nematodo de infectar poblaciones naturales de *Ae. aegypti*, *Culex apicinus* y *Cx. pipiens* (Achinelly y Micieli, 2009). Elevados porcentajes de parasitismo fueron obtenidos en larvas de *Ae. aegypti*, en criaderos artificiales de 500 ml de capacidad, al aplicar dosis del nematodo en relación 10:1 (J2/larva). Por otro lado, en recipientes de mayor volumen (90 litros), dosis de entre 40:1 y 300:1 (J2/hospedador) provocaron altos niveles de infección en las tres especies de culícidos evaluadas, a temperaturas entre 21 y 27 °C. Las larvas de *Cx. apicinus* fueron las más susceptibles donde se registró un parasitismo elevado (73,8 %) para estadios mezclados, con una dosis de 40:1 (J2/hospedador) a 27 °C. Las larvas de culícidos en estos ambientes se observaron parasitadas por el nematodo aproximadamente durante 10 días. Este estudio constituye la primera y única evaluación a campo de este parásito, como biorregulador de culícidos (Achinelly y Micieli, 2009).

Las características bioecológicas de *S. spiculatus* y la capacidad de provocar altos niveles de parasitismo en el campo, así como la especificidad para las larvas de mosquitos sin constituir un riesgo para otros organismos benéficos lo convierten en un excelente candidato biorregulador de las densidades poblacionales de culícidos para nuestra región.

Nematodos entomopatógenos en mosquitos (Steinernematidae y Heterorhabditidae)

Si nos referimos a los nematodos entomopatógenos como enemigos naturales, podemos mencionar a dos grupos, la familia Steinernematidae y la familia Heterorhabditidae. Estos nematodos introducen una bacteria simbionte en el hemocele del insecto, que se multiplica rápidamente produciendo la muerte por septicemia dentro de las 48 hs (Vega y Kaya, 2012). La bacteria destruye los tejidos internos, produciendo sustancias nutritivas de las que se alimentan los nematodos y sustancias antibióticas que impiden la contaminación de los cadáveres por otros microorganismos.

La etapa juvenil (J3) o juvenil infectivo (JI) es la única de vida libre. Durante esta etapa penetra en el hospedador (insecto) a través de los espiráculos, boca, ano o en algunas especies a través de las membranas intersegmentarias de la cutícula, pudiendo ser activamente por la presencia de un diente en el género *Heterorhabditis* Poinar, 1976. Una vez en el hemocele libera la bacteria, la cual se multiplica rápidamente provocando la muerte del insecto dentro de las 24 a 48 hs. Luego de la muerte del hospedador, el nematodo se alimenta de los tejidos en descomposición del insecto, y las sustancias generadas por las bacterias que ayudan al desarrollo de los nematodos. Estos pasarán a través de 4 etapas juveniles hasta llegar a adultos siendo la primera generación de adultos hermafrodita (*Heterorhabditis* spp.) o anfimíctica (*Steinernema* spp.) mientras que la segunda es anfimíctica en ambos géneros (Vega y Kaya, 2012). Dependiendo de los recursos disponibles, se pueden presentar una o más generaciones dentro del cadáver del hospedador y un gran número de J3, las cuales se liberan del insecto al ambiente para infectar otros hospedadores y continuar su ciclo. El color del cadáver es indicativo de los pigmentos producidos por el monocultivo de bacterias mutualistas que crecen en los hospedadores, rojizo/violeta oscuro en el caso de *Heterorhabditis* spp. o amarillo/marrón oscuro en *Steinernema* spp.

Debido a los elevados índices de mortalidad ocasionados y efectividad en un amplio número de plagas de importancia sanitaria y agrícola, se utilizan como enemigos naturales y se comercializan con diferentes formulaciones, siendo una estrategia alternativa al uso de insecticidas.

Existen en la actualidad, más de 90 empresas dedicadas a la producción y comercialización de nematodos entomopatógenos, ya que son relativamente fáciles de usar y son aplicados de modo similar a los pesticidas convencionales.

Si bien estos nematodos son parásitos naturales de insectos terrestres, su potencialidad fue considerada sobre larvas de mosquitos. La infectividad y ciclo de vida de un aislado argentino del nematodo *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar se evaluó en larvas de *Ae. aegypti* por primera vez en condiciones de laboratorio (Peschiutta *et al*., 2014). *Heterorhabditis bacteriophora* completó con éxito su ciclo de vida dentro de este hospedador hasta la etapa adulta observándose la aparición de juveniles infectivos del nematodo en pocos días. El parasitismo resultante alcanzó un porcentaje de mortalidad de 84 % a una dosis de 750/1 (juveniles infectivos/

larva de mosquito).

Cagnolo y Almirón (2010) reportaron parasitismo por primera vez en larvas de *Cx. apicinus* y demostraron que la forma infectiva del nematodo *Steinernema rarum* (Doucet) Mamiya *(IJs)*, es capaz de buscar activamente a las larvas de mosquitos. Este trabajo demostró la presencia de infectividad en los juveniles emergidos siendo la primera generación la de mayor virulencia. Los autores consideraron que estas diferencias generacionales podrían ser explotadas con fines de control biológico mediante el uso de una generación específica de juveniles infectivos para liberaciones inoculativas.

Perspectivas

El creciente interés por la calidad del medio ambiente ha generado un incremento en los últimos años de la búsqueda de nuevas herramientas para el control de insectos de importancia agrícola y sanitaria que sean más seguros y compatibles con el medio ambiente.

En Argentina el estudio de parásitos y patógenos comenzó en los años 80, existiendo en la actualidad cada vez mayor demanda de bioinsecticidas basados en entomopatógenos para el control de plagas agrícolas y vectores de enfermedades. Sin embargo, el desarrollo de estos productos en el país sigue siendo incipiente, incluso sin existir hasta el momento registros de productos a base de nematodos. Las limitaciones se deben a los altos costos de producción en comparación con los insecticidas químicos, la falta de legislación en relación con los requisitos de regulación y registro de los diferentes grupos, el desarrollo de criterios o recomendaciones de políticas para los estudios de campo o lanzamientos de nuevos productos biológicos, la identificación de mecanismos para promover el desarrollo, la comercialización y el uso por los productores o agentes sanitarios, así como el control de los relevamientos, introducción, uso y / o tránsito de dichos productos.

Sin embargo, la creación en el 2015 de la Comisión Consultiva en Bioproductos de Uso Agrícola (CABUA), en el área de la Comisión Nacional Asesora de Biotecnología (CONABIA) constituye un importante estímulo para el crecimiento de bioinsumos en Argentina. Dicha comisión surgió con el objetivo de proporcionar asesoramiento técnico en los requisitos de calidad, eficacia y bioseguridad que deben presentar los bioinsumos a utilizar, así como establecer un marco normativo adecuado para su uso, manipulación y eliminación en el ecosistema. De esta manera se espera generar un mayor crecimiento de las líneas de investigación de enemigos naturales y tomar conciencia de la importancia de una buena búsqueda, uso y producción de bioproductos, preparación de planes de control, gestión integrada de plagas como asimismo la necesidad de la producción e instalación de mercados a nivel nacional y regional.

En resumen, aunque numerosos estudios sobre entomonematodos han sido realizados en Argentina, el futuro de estas investigaciones deberá involucrar mayor número de ensayos a campo y refinamientos en las técnicas de producción en masa, conjuntamente con estudios a largo plazo para determinar la dinámica y el desarrollo de estos entomoparásitos dentro de las poblaciones naturales de insectos que son relevantes para la salud humana. Numerosos son aún los desafíos que enfrentan los equipos de investigadores/extensionistas para ser emprendidos en los próximos años.

En nuestra opinión, algunos de los que deberían recibir atención prioritaria son:

- Lograr la infraestructura necesaria para el establecimiento y mantenimiento de los aislamientos.
- Emprender el desarrollo de formulaciones de entomonematodos para facilitar las aplicaciones e incrementar su viabilidad.
- Continuar estudios relacionados con las aplicaciones a campo referidos a dosis, frecuencia y momento de aplicación, biología y ciclo de los hospedadores, selección de plagas, equipos de aplicación y compatibilidad con otros insecticidas.
- Difundir el conocimiento y potencial de entomonematodos a la sociedad, incluyendo la preparación de profesionales, técnicos, empleados e instituciones.

Bibliografía

1. Achinelly MF. 2004. Estudios referentes a la utilización del nemátodo *Strelkovimermis spiculatus (Nematoda: Mermithidae)* como agente de control biológico de culícidos (*Diptera: Culicidae*). Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

2. Achinelly MF, García JJ. 2003. Efecto de la temperatura sobre la longevidad e infectividad de los juveniles preparásitos de *Strelkovimermis spiculatus (Nematoda. Mermithidae)* parásito de culícidos. Rev Biol Trop. 51: 753-758.

3. Achinelly MF, Micieli MV. 2009. Experimental releases of *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) against three mosquito species in Argentina. Nematology. 11: 151-154.

4. Achinelly MF, Micieli MV. 2011. Optimizing laboratory production of

Strelkovimermis spiculatus (Nematoda: Mermithidae) with a discussion of potential release strategies for mosquito biological control. Biol Control. 57: 31-36.
5. Achinelly MF, Micieli MV. 2013. Host range of the parasite *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) in Argentina mosquitoes. J Vector Ecol. 38: 69-73.
6. Achinelly MF, Micieli MV, Marti G, García JJ. 2004. Susceptibility of neotropical mosquito larvae (Diptera: Culicidae) and non-target aquatic organisms to the entomopathogenic nematode *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino 1986 (Nematoda: Mermithidae). Nematology. 6: 299-302.
7. Becnel JJ, Johnson MA. 1998. Pathogenicity test on nine mosquito species and several non-target organisms with *Strelkovimermis spiculatus* (Nemata: Mermithidae). J Nematol. 30: 411-414.
8. Belaich MN, Buldain D, Ghiringhelli PD, Hyman B, Micieli MF, Achinelly MF. 2015. Nucleotide sequence differentiation of argentine isolates of the mosquito parasitic nematode *Strelkovimermis spiculatus* (Nematode: Mermithidae). J Vector Ecol. 40: 415-418.
9. Cagnolo SR, Almirón WR. 2010. Capacity of the terrestrial entomopathogenic nematode *Steinernema rarum* (Rhabditida: Steinernematidae) to parasite *Culex apicinus* larvae (Diptera: Culicidae). Rev Soc Entomol Argent. 69: 141–145.
10. Camino NB. 1988. Efecto del parasitismo múltiple en la determinación del sexo de *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (Nematoda: Mermithidae) en larvas de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828. Iheringia Ser Misc. 2: 93-97.
11. Camino NB. 1989. Primer registro de culícidos (Diptera: Culicidae) parasitados por *Hydromermis sp.* (Nematoda: Mermithidae). Neotrópica 35: 67-70.
12. Camino NB, García JJ. 1988. Crecimiento larval de *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (*Nematoda. Mermithidae*) en *Culex pipiens fatigans* Wiedeman, 1828, como hospedador alternativo. Iheringia, Ser Misc. 2: 93-97.
13. Camino NB, García JJ. 1991. Influencia de la salinidad y el pH en el parasitismo de *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (Nematoda: Mermithidae) en larvas de *Culex pipiens* Wied. (Diptera: Culicidae). Neotrópica. 37: 107-112.
14. Camino NB, Reboredo GR. 1994. Biology of *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (Nematoda: Mermithidae) parasite of mosquitoes (Diptera: Culicidae) under laboratory conditions. Neotrópica 40: 45-48.
15. Camino NB, Reboredo GR. 1996. Producción de *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (Nematoda: Mermithidae). Neotrópica. 42: 47-50.
16. Campos RE, Sy VE. 2003. Mortality in immatures of the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae*)* and effects of parasitism by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) in Buenos Aires province, Argentina. Mem Inst Osw Cruz. 98: 199-208.
17. Chandhiran K, Paily KP. 2015.Natural parasitism of *Romanomermis iyengari* (Welch) (Nematoda: Mermithidae) on various species of mosquitoes breeding in rice fields in Pondicherry, India. Biol Control 83: 1-6.
18. Di Battista CM, Fischer S, Campos RE. 2015. Parasitism prevalence and survival time of adult *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) parasitized by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae). J Vector Ecol. 40: 393-397.
19. Dong L, Sanad M, Wang Y, Xu Y, Shamseldean MS, Gaugler R. 2014. Mating clusters in the mosquito parasitic nematode, *Strelkovimermis spiculatus*. J Invertebr Pathol. 117: 19-25.
20. Gajanana A, KazmiS J, Bheema Rao US, Suguna SG, Chandrahas RK. 1978. Studies on a nematode parasite (*Romanomermis* sp.: Mermithidae) of mosquito larvae in Pondicherry. Indian J Med Res. 68: 242–247.
21. García JJ, Camino NB.1990. Primera cita para la Argentina de infecciones naturales en larvas de *Culex pipiens* (L.) (Diptera: Culicidae). Neotrópica. 36: 83-86.
22. García JJ, Campos RE, Maciá A. 1994. Prospección de enemigos naturales de Culicidae (Diptera) de la Selva Marginal de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires, República Argentina. Rev Acad Colombiana Ciencias Exactas Nat. 19: 209-215.
23. Lopez R, Díaz-Nieto LM, Berón CM. 2016. New host and distribution for the mosquito parasite *Strelkovimermis spiculatus*. Rev Soc Entomol Argent. 75: 101-104.
24. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1995. Bionomía de *Aedes albifasciatus* y *Ae. crinifer* (Diptera: Culicidae) y sus enemigos naturales en Punta Lara, Buenos Aires. Neotrópica. 41: 43-50.
25. Maciá A, García JJ, Campos RE. 1997. Seasonal variation of the three *Culex* species (Diptera: Culicidae) and its parasite and pathogens in Punta Lara, Buenos Aires province, Argentina. Rev Biol Trop. 44: 267-275.
26. Micieli MV, García JJ. 1999. Estudios epizootiológicos de *Strelkovimermis spiculatus* Poinar y Camino, 1986 (Nematoda, Mermithidae) en una población natural de *Aedes albifasciatus* (Diptera, Culicidae) en la Argentina. Misc Zool. 22: 31-37.
27. Micieli MV, Risso P, Achinelly MF, Villar M, Muttis E. 2012a. Population dynamics between the mermithid *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) and the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) over time. Biol Control. 61: 55-63.
28. Micieli MV, Risso P, Achinelly MF, Tarquini J. 2012b. Effect of temperature, photoperiod and flooding-desiccation cycles on *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae) preparasites under culture conditions. J Invert Pathol. 110: 114-117.
29. Muttis E, Micieli MV, García JJ. 2013. *Culex pipiens* affected by joint infection of a Mosquito Iridescent Virus and *Strelkovimermis spiculatus*. J Invert Pathol. 114: 295-297.
30. Muttis E, Micieli MV, Urrutia ML, García JJ. 2015. Transmission of a pathogenic virus (*Iridoviridae*) of *Culex pipiens* larvae mediated by the mermithid *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda). J Invert Pathol. 129: 40-44.
31. Pailey KP, BalaramanK. 1994. The effect of temperature on different stages of *Romanomermis iyengari*, a mermithid nematode parasite of mosquitoes. Mem Inst Oswaldo Cruz. 89: 635-642.
32. Pailey KP, BalaramanK. 2000. Susceptibility of ten species of mosquito larvae to the parasitic nematode *Romanomermis iyengari* and its development. Med Vet Ent. 14: 426-429.
33. Perez-Pacheco R, Rodriguez-Hernandez C, Lara-Reyna J, Montes-Belmont R, Ruiz-Vega J. 2005. Control of the mosquito *Anopheles pseudopunctipennis* (Diptera: Culicidae) with *Romanomermis iyengari* (Nematoda: Mermithidae) in Oaxaca, Mexico, Biol Control. 32: 137-14.
34. Perez-Pacheco R, Santamarina-Mijares A, Vásquez-López, A, Martínez-Tomás SH, Suárez-Espinosa J. 2009. Efectividad y supervivencia de *Romanomermis culicivorax* en criaderos naturales de larvas de mosquitos. Agrociencia. 43: 861-868.
35. Peschiutta M, Cagnolo SR, Almirón WR. 2014. Susceptibilidad de larvas de *Aedes aegypti* (Linnaeus) (Diptera: Culicidae) al nematodo entomopatógeno *Heterorhabditis bacteriophora* (Poinar) (Rhabditida: Heterorhabditidae). Rev Soc Entomol Argent. 73: 99-108.
36. Petersen JJ. 1972. Factors affecting sex determination in a mermithid parasite of mosquitoes. Mosquito News. 32: 226-230.
37. Petersen JJ. 1985. Nematode parasites. En: Chapman, H. C. (Ed.). Biological Control of Mosquitoes, American Mosquito Control Association, Bulletin N°6, California, pp. 110-122.
38. Petersen JJ, Chapman HC. 1979. Checklist of mosquito species tested against the nematode parasite *Romanomermis culicivorax*. J Med Entomol. 15: 468-471.
39. Petersen JJ, Willis OR. 1972a. Procedures for the mass rearing of a mermithid parasite of mosquitoes. Mosquito News. 32: 226-230.
40. Petersen JJ, Willis OR 1972b. Results of preliminary field applications o *Reesimermis nielseni* (Mermithidae: Nematoda) to control mosquito larvae. Mosquito News. 32: 312-316.
41. Petersen JJ, Willis OR. 1974. Experimental release of a mermithid nematode to control *Anopheles* mosquitoes in Louisiana. Mosquito News. 34: 316-319.
42. Petersen JJ, Willis OR. 1975. Establishment and recycling of a mermithid nematode for the control of mosquito larvae. Mosquito News. 35: 526-532.
43. Petersen JJ, Chapman HC, Willis OR, Fukuda T. 1978. Release of *Romanomermis culicivorax* for the control of *Anopheles albimanus* en El Salvador. II. Application of the nematode. Am J Trop. Med. Hyg. 27: 1268-1273.
44. Platzer EG. 2007. Mermithid nematodes, En: TG Floore Ed. Biorational Control of Mosquitoes. J Am Mosq Control Assoc Bull. 7: 58–64.
45. Platzer EG, Stirling AM. 1971. Improved rearing procedures for *Romanomermis culicivorax*. Anual Conference N°39, California Mosquito and Vector Control Association.
46. Poinar GO Jr. 1979. Nematodes for biological control of insects, CRC Press, Boca Raton.
47. Poinar GO Jr, Camino N. 1986. *Strelkovimermis spiculatus n. sp. (Mermithidae: Nematoda)* parasitizing *Aedes albifasciatus* Macq. *(Culicidae: Diptera)* in Argentina. J Nematol. 18: 317-319.
48. Santamarina Mijares A, Bellini AC. 2000. Producción masiva de *Romanomermis iyengari* (Nematoda: Mermithidae) y su aplicación en criaderos de anofelinos en Boa Vista (Roraima), Brasil. Rev Panam Salud Pública. 7: 155-161.49. Santamarina Mijares A, Ruíz Michael G, Rodríguez Esperanza A, Bustamante Hernández A, Pérez Pacheco R. 1996. Effectiveness of *Romanomermis culicivorax* (Nematoda: Mermithidae) in *Anopheles pseudopunctipennis* and *Culex quinquefasciatus* (Diptera, Culicidae) in Mexico. Miscel Zool 19: 33-37.
49. Undeen AH, White SE, Fukuda T. 1996. Egg production by *Strelkovimermis spiculatus* (Nematoda: Mermithidae). J Am Mosq Control Assoc. 12: 736-738.
50.Vega FE, Kaya HK. 2012. Insect Pathology, Elsevier, UC Davis.

Predadores de mosquitos

Sylvia **Fischer**[1]
Barbara **Byttebier**[1]
Raúl E. **Campos**[2]

[1]Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires
[2]Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", Universidad Nacional de La Plata - CONICET, CCT La Plata. La Plata, Buenos Aires.

sylvia@ege.fcen.uba.ar
bbyttebier@gmail.com
rcampos@ilpla.edu.ar

La depredación como mecanismo de regulación natural de las poblaciones de mosquitos fue aprovechada por el hombre para controlar especies molestas y/o vectores de patógenos causantes de enfermedades. Los estudios sobre depredación de mosquitos fueron abordados desde dos aspectos, por un lado con estudios de ecología descriptiva que permitieron conocer a los principales predadores y su incidencia en poblaciones naturales, y por otro, con fines de hallar predadores eficientes para ser utilizados en campañas de control. Estos últimos estudios se realizaron tanto en condiciones de laboratorio como en situaciones semi-controladas de campo.

Los estudios con fines de control fueron abordados principalmente con los estados inmaduros de mosquitos como presa, debido a que por su característica de desarrollarse en ambientes acuáticos, se encuentran circunscriptos a espacios mucho más acotados que los mosquitos adultos. Entre los protagonistas, los peces y los copépodos fueron los taxa con mejor impacto en las poblaciones de mosquitos, los peces en ambientes acuáticos en el suelo, y los copépodos en recipientes artificiales. En Argentina, algunos estudios de ecología descriptiva abordaron la depredación de huevos de *Aedes aegypti*, detectándose artrópodos terrestres como los principales predadores. Otros estudios en donde se analizaron las comunidades acuáticas de macroinvertebrados, identificaron especies de insectos pertenecientes a diversos ordenes (Odonata, Coleoptera, Heteroptera y Diptera) como predadores de larvas de mosquitos. Los estudios referidos a la evaluación de predadores para la utilización en control de mosquitos, se focalizaron principalmente en *Girardia anceps* (Kenk) (Turbellaria), *Mesocyclops longisetus* (Thiébaud), *Macrocyclops albidus* (Jurine), *Acanthocyclops robustus* (Sars), *Diacyclops uruguayensis* (Kiefer) (Copepoda), *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns) y *Jenynsia multidentata* (Jenyns) (Peces).

En este capítulo se hace una revisión de lo que se conoce hasta el momento de los distintos predadores sobre cada una de las etapas del ciclo de vida de los mosquitos, y se discuten las perspectivas de cada uno como herramienta de control biológico.

Introducción

Entre las interacciones biológicas en las que una especie se alimenta de otra, se define como depredación a los casos en los cuales un animal (el predador) mata y posteriormente ingiere a otro animal (la presa).

En este capítulo los estudios sobre predadores de mosquitos fueron abordados desde dos puntos de vista, por un lado el ecológico, que abarca aspectos como los patrones de coexistencia y dinámicas poblacionales de predadores y mosquitos, así como aspectos del comportamiento como las estrategias de captura y escape, selectividad, etc.; y por otro lado, desde la perspectiva de los predadores como herramienta para el control de las poblaciones de mosquitos

Aspectos ecológicos de la interacción de predadores con mosquitos

La depredación es reconocida como una de las principales fuerzas que estructuran las comunidades ecológicas, y está documentada sobre todas las etapas del ciclo de vida de los mosquitos. Sin embargo, esta interacción ha sido más ampliamente estudiada para los estados acuáticos (larvas y pupas), cuya interacción con los predadores podría afectar la regulación poblacional de los mosquitos debido a procesos densodependientes (Juliano, 2007).

Los modelos teóricos y la evidencia empírica indican que estas interacciones se pueden ver afectadas por características como el tamaño, la estabilidad o la complejidad estructural del hábitat, y por las características del comportamiento de los predadores y de las presas. La complejidad estructural del hábitat (debida por ejemplo a la presencia de vegetación), afecta las interacciones entre los mosquitos y sus predadores, influyendo sobre la capacidad de estos últimos para detectar a las presas, y sobre la habilidad de las presas para refugiarse de los predadores (Juliano, 2009).

El tamaño y la estabilidad de los hábitats determinan el conjunto de predadores capaces de colonizarlos y/o persistir en ellos. Por ejemplo, los ambientes acuáticos temporarios albergan predadores con características como una alta capacidad de dispersión (por ejemplo mediante el vuelo) o una etapa del ciclo de vida resistente a la desecación. En cambio los ambientes permanentes no requieren de ellas, por lo que contienen mayor diversidad de predadores, y son los únicos que pueden sostener poblaciones de peces, considerados en algunos casos como los predadores tope. Una excepción a esto son los peces anuales, como por ejemplo los del género *Austrolebias*, que viven en ambientes temporarios y tienen huevos resistentes a la desecación (Berois *et al*., 2014). Estos son peces comunes en algunos ambientes acuáticos temporarios de Argentina, por ejemplo en charcos temporarios de Punta Lara se los ha encontrado compartiendo el hábitat con larvas de los géneros *Anopheles, Culex* y *Uranotaenia* (Campos, *ined*.). Por otra parte, los ambientes acuáticos extremadamente pequeños como fitotelmata solamente albergan predadores adaptados a espacios reducidos y a períodos de ayuno por escasez o falta de presas, algunos de los cuales además, presentan comportamiento de canibalismo, lo que redunda en un bajo número de individuos debido a la alta competencia intraespecífica.

La mayor parte de los predadores acuáticos tienen una alimentación generalista, y pueden consumir tanto mosquitos inmaduros como otros tipos de presas presentes en el ambiente. Con respecto a su comportamiento, los predadores presentan un rango amplio de estrategias para asegurarse la captura de la presa, incluyendo el uso de redes, el acecho o la persecución. Teniendo en cuenta estas estrategias se podrían diferenciar varias categorías de predadores, por ejemplo: Predadores de superficie (*Surface predators*), que se desplazan o nadan sobre la superficie del agua, como Hydrometridae y Veliidae. Predadores nadadores libres (*Free-swimming predators*) son aquellos que nadan en la columna de agua en busca de la presa, como copépodos, estados inmaduros de odonatos Zygoptera, Dytiscidae, larvas de mosquitos del género *Toxorhynchites* y del subgénero *Culex* (*Lutzia*), peces, etc. Predadores semi-terrestres (*Semi-terrestrial predators*), representados por algunos coleópteros, hormigas y arañas que capturan la presas acuáticas desde la superficie, o al momento de la emergencia del adulto (Kitching, 2004). Jenkins (1964) compendió los predadores de mosquitos en una lista discriminando aquellos que depredan sobre huevos, larvas y adultos, siendo Insecta la clase mejor representada en cuanto a diversidad. Posteriormente, Collins y Washino (1985) y Legner (1985) focalizándose en insectos y otros invertebrados respectivamente, actualizaron y discutieron sobre el uso de ellos en programas de control de mosquitos. Recientemente, Floore (2007) en una obra que incluyó otros organismos utilizados en el control de mosquitos, dedicó varios capítulos a predadores, destacándose los escritos por Marten y Reid (2007) sobre copépodos, Mogi (2007) y Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro (2007) sobre insectos y otros invertebrados, Focks (2007) y Schreiber (2007) sobre *Toxorhynchites* como agente de control en contenedores, Walton (2007) sobre peces larvívoros, y Marten (2007) sobre tortugas. Estos autores discuten sobre los beneficios y limitaciones de la utilización de predadores para el control de larvas de mosquitos en función del tipo de sitio de cría de las diferentes especies, su impacto en la salud pública y las consecuencias ambientales de su utilización.

En el presente capítulo se presentan distintos grupos de predadores de acuerdo con el estado de desarrollo de los mosquitos sobre el cual depredan, analizando los estudios realizados en Argentina.

Los predadores en el control biológico de las poblaciones de mosquitos

Los predadores pueden ser herramientas importantes en programas integrales de control de mosquitos, eliminando los estados inmaduros sin la necesidad del uso de pesticidas y la consecuente selección de resistencia en la población tratada. Un aspecto relevante en la relación predador-presa es el grado de coincidencia temporal y espacial, el cual es un factor imprescindible en la dinámica de esa interacción, especialmente cuando el predador es monófago. La selección favorece al predador que está bien sincronizado con su presa, pero al mismo tiempo favorece a la presa que desarrolla estrategias

de escape que le permiten una mayor supervivencia. En base a esta premisa, es que la utilización de un predador que habitualmente no se encuentra en el mismo ambiente que la presa, podría funcionar como un agente de control efectivo debido a que la presa no ha desarrollado estrategias de escape a ese predador en particular. Sin embargo, la efectividad del predador no está garantizada, debido a que intervienen otros factores, como por ejemplo la existencia de presas alternativas más palatables o de fácil captura que la especie blanco, que podrían disminuir la eficiencia en el control de la especie blanco. De este modo, seleccionar un predador efectivo para un tipo específico de presa, requiere de estudios que abarquen una cantidad de aspectos ecológicos y biológicos antes de ser elegido como agentes de control biológico.

En relación al control de mosquitos, recientemente surgieron evidencias empíricas y teóricas convincentes de que los escenarios más deseables de la interacción predador-presa son los equilibrios inestables con extinciones locales de la presa. Algunas de las características deseables para un enemigo natural efectivo en el control de los mosquitos inmaduros son: a) que puedan consumir desde los primeros estadios larvales, pero que ingieran preferentemente los últimos estadios acuáticos, para evitar los efectos compensatorios de la reducción de las interacciones competitivas entre las presas sobrevivientes (Juliano, 2007); b) que tengan preferencia por los mosquitos inmaduros por sobre otras presas alternativas que muchas veces son muy abundantes en los hábitats naturales (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007), pero que también sean capaces de persistir en el ambiente mediante el consumo de presas alternativas luego de que sea eliminada la especie blanco (Juliano 2007) y c) que las tasas de consumo sobre la presa blanco no disminuyan a bajas densidades ni se saturen a altas densidades de dicha presa (Quiroz-Martínez y Rodríguez-Castro, 2007).

En varios estudios se ha mencionado alguno de estos aspectos en especies de predadores, principalmente de coleópteros, heterópteros, peces y crustáceos presentes en distintas regiones. Los resultados obtenidos muestran variabilidad entre distintos predadores en la preferencia por especies de presa. Algunos de los predadores estudiados mostraron una preferencia por larvas de mosquitos, como por ejemplo los heterópteros *Notonecta undulata* Say (Ellis y Borden 1970) y *Buenoa antigone* (Kirkaldy) (Perez Serna *et al*., 1996). Para otros en cambio se ha observado mayor preferencia por otras presas, como por ejemplo los coleópteros *Ilybius ater* (Deg.), *Ilybius fuliginosus* Erichson, *Colymbetes paykulli* Erichson (Lundkvist *et al*., 2003), *Laccophilus fasciatus* Aubé (Charles *et al*., 1998). Con respecto al tipo de respuesta funcional (variación de la tasa de consumo en función de la densidad de presas), puede diferir entre distintas especies de predadores (Juliano, 2001), pero también se ha demostrado que para un mismo predador el tipo de respuesta funcional puede variar dependiendo de situaciones como la complejidad estructural del ambiente y la presencia de refugios para las presas (Peckarsky, 1984) o de la disponibilidad de presas alternativas (Colton, 1987; Chesson, 1989). Por otra parte, para varias especies de predadores se registraron diferencias en las tasas de consumo en función del tamaño de las presas (por ejemplo para distintos estadios larvales de mosquitos) (Shaalan *et al*., 2007) y también en función del estadio del desarrollo de los predadores (Ellis y Borden, 1970), lo cual resalta la necesidad de estudiar el comportamiento de un predador en sus distintas etapas del desarrollo.

Otro aspecto a considerar en el control de poblaciones de mosquitos son los efectos no letales, ya que los predadores no afectan a las presas solamente por consumo. En respuesta a la depredación o al riesgo de la misma, las presas pueden modificar sus rasgos fenotípicos para reducir el riesgo de depredación. Estos efectos se deben a cambios en el comportamiento, morfológicos, del desarrollo o fisiológicos debidos a la presencia de predadores, y pueden tener como consecuencia un costo sobre su capacidad de alimentarse, una reducción en la fecundidad o un retraso en la reproducción (Juliano, 2007). Algunos de los cambios en el comportamiento en respuesta a la presencia de predadores son el escape a largo plazo, que se expresa principalmente en la elección de los sitios de oviposición, y el escape a corto plazo, que implica modificaciones en el comportamiento que les permiten a las presas pasar desapercibidas en presencia de un predador (Samanidou-Voyadjoglou *et al*., 2007).

Con respecto a los mecanismos de escape a corto plazo (cambios de comportamiento de las larvas), se han realizado estudios sobre varias especies de mosquitos, principalmente desde dos puntos de vista. El primero se relaciona directamente con los cambios en el comportamiento que se registran en las larvas en presencia de predadores o de señales químicas que indican la presencia de los mismos. Estos cambios se expresaron principalmente en la reducción de los movimientos, menor tasa de alimentación (Juliano y Gravel, 2002) y en un mayor uso de los refugios en presencia de predadores (Sih, 1986). También se observó que especies como *Culex pipiens* y *Aedes triseriatus*, con una historia evolutiva de mayor coexistencia con predadores, mostraban res-

puestas más ajustadas que especies como *Ae. aegypti* o *Aedes albopictus*, que en general no coexisten con los predadores (Sih, 1986; Kesavaraju y Juliano, 2004).

El segundo aspecto que se ha evaluado es el efecto que tienen los predadores sobre el éxito reproductivo de los individuos, evaluado a través de atributos como el tiempo de desarrollo, la supervivencia y el tamaño de las pupas o los adultos. Tanto para *Cx. pipiens* en presencia de *Notonecta glauca* (Beketov y Liess, 2007), como para *Ae. triseriatus* en presencia de *Toxorhynchites rutilus* (Coquillett) (Hechtel y Juliano, 1997) se registró un incremento en los tiempos de desarrollo y una reducción en la supervivencia y en la masa pupal, mostrando evidencias del costo de escape de los predadores para estas especies.

Los estudios realizados sugieren que hay diferencias en el impacto no letal de los predadores sobre distintas especies de mosquitos, y que éste depende entre otras cosas de la historia evolutiva común que tiene cada especie con los predadores.

Predadores de huevos de mosquitos

Entre los predadores de huevos de mosquitos se destacan dos tipos, terrestres y acuáticos. Los primeros depredan principalmente huevos de Aedini debido a que estos poseen la capacidad de permanecer fuera del agua cuando los hábitats se secan, en cambio los huevos de los otros mosquitos, son vulnerables a predadores acuáticos por permanecer en el agua desde su postura hasta su eclosión.

Entre los predadores se han citado Moluscos (*Bullinus pectorosus* Conrad), Acarina (*Trombicula alfreddugesi* Oudeman, *Trombicula batatas* L., *Trombicula goldii* (Oudemans), *Trombicula splendens* Ewing, *Limnesia jamurensis* Oudemans, *Trombicula alleei* Ewing), insectos pertenecientes a los ordenes Psocoptera, Hymenoptera y Coleoptera (Carabidae) (Jenkins, 1964), Blattodea (*Periplaneta americana* L.) (Russell *et al*., 2001), Culicidae (*Toxorhynchites* spp.) (Kazana *et al*., 1983; Linley y Darting, 1993; Campos y Lounibos, 2000) y anfibios (*Rana* sp.) Laird (1947).

Entre los citados predadores de huevos, los ácaros son los mejores conocidos en cuanto a diversidad. Los representantes de la familia Trombiculidae son terrestres, muchos de ellos reconocidos como plagas de productos almacenados, sus larvas se alimentan de piel y son conocidos por atacar al hombre y producirle escozor. Representantes de otras familias acuáticas, agrupadas bajo la denominación de Hydrachnidiae, en su estado larval, son ectoparásitos de insectos acuáticos y semiacuáticos, mientras que en el estado de deutoninfa y adulto, son predadores de huevos y larvas de insectos, entre los que están incluidos los mosquitos (Esteva *et al*., 2007). Laird (1947) reportó que *L. jamurensis* (Hygrobatidae) es capaz de consumir huevos de *Anopheles farauti* Laveran y *Culex pullus* Theobald en condiciones de laboratorio, y concluye que estos ácaros juegan un importante rol como predadores de los estados tempranos de esto mosquitos, basándose en los resultados de un experimento donde observó que *L. jamurensis* depreda larvas del primer estadio, que captura mientras nada en superficie. Mullen (1975) en un ensayo de laboratorio en donde ofreció varios invertebrados acuáticos a deutoninfas y adultos de *Thyas barbigera* Viets y *Thyas stolli* Koenike (Thyasidae), observó que una de las presas preferidas fueron los huevos de mosquitos. Este autor destaca que los huevos de *Aedes stimulans* (Walker) atacados por esos ácaros presentaron tres tipos de daño: (1) un orificio pequeño simétrico de 40 micras cuyo borde se elevó ligeramente, ubicado en el extremo posterior del huevo; (2) huevos con una ranura longitudinal de 80 a 320 micras, con bordes relativamente lisos y rizados hacia adentro y (3) el tercero y más frecuente daño, se caracterizó por huevos desgarrados a lo largo, produciendo bordes multilaterales dentados e irregulares. Estas diferencias, las atribuyó a la edad de los huevos en el momento de ser depredados. Los dos primeros tipos de daño se correlacionaron con huevos jóvenes cuyo corion aún no se había oscurecido completamente, mientras que el tercer tipo correspondió a huevos bien esclerotizados cuyo embrión ya se había formado. Menciona además que en los dos primeros casos, debido a que el embrión aún no se había desarrollado, los orificios pequeños eran suficientes para que el ácaro pueda extraer los nutrientes del huevo.

Varias especies de insectos de diversos ordenes fueron reportados como predadores de huevos de mosquitos, aunque algunos de ellos sobre huevos almacenados. Bacot (1916) reportó Psocoptera, como predadores de huevos de *Ae. aegypti* almacenados; sin embargo, Jenkins (1964) lo pone en duda y menciona que debido a que esos insectos se alimentan de hongos, puede que hayan estado comiendo los hongos que se desarrollan con frecuencia sobre los huevos almacenados. Russell *et al.* (2001) mencionan haber observado a la cucaracha *P. americana* depredando huevos de *Ae. aegypti* en

hábitats subterráneos. Buxton y Hopkins (1927) en Christophers (1960), hallaron hormigas llevándose huevos de *Aedes variegatus* Schrank, y Lee *et al*. (1994) y Burnham *et al.* (1994) reportaron hormigas de la especie *Solenopsis invicta* Buren, depredando huevos de *Ae. albopictus* y *Psorophora columbiae* (Dyar y Knab) en laboratorio y durante un experimento en condiciones de campo.

Los coleópteros registrados como predadores de huevos de mosquitos pertenecen a la familia Carabidae (terrestres) fueron hallados depredando huevos de diferentes especies de *Aedes*. Las especies de esta familia reportadas por Jenkins (1964) son *Agonum pusillum* Stephens, *Bembidion* sp. *Pterostichus algidus* LeConte, y *Trechus chalybaeus* Dejean (Mogi, 2007).

Un caso particular de predadores de huevos de mosquitos son las larvas del género *Toxorhynchites* quienes son capaces de depredar sobre huevos de su misma especie. Estas larvas se conocen por ser de gran tamaño y presentar comportamientos de depredación y canibalismo. Todas las especies de ese género son habitantes exclusivos de fitotelmata y ocasionalmente de contenedores artificiales. El primer reporte de depredación de huevos en una especie de *Toxorhynchites* fue realizado por Kazana *et al.* (1983), quienes observaron restos en el contenido del tubo digestivo de larvas de *Toxorhynchites theobaldi* sin poder precisar si se trataba de huevos de su misma especie. Mientras que el primer registro de canibalismo de huevos fue el de Linley (1988), quien observó larvas de *Toxorhynchites amboinensis* (Doleschall) capturando los huevos de su misma especie, inmediatamente luego de ser puestos por las hembras sobre la superficie del agua. Posteriormente, se cuantificó ese comportamiento en *Tx. amboinensis*, *Toxorhynchites splendens* (Wiedemann), *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald (Linley y Duzak, 1989) y *Toxorhynchites rutilus rutilus* (Linley, 1989). Más tarde, Chadee y Small (1991) reportaron que *Toxorhynchites moctezuma* (Dyar y Knab) también depreda huevos de su misma especie. Un estudio más detallado de ese comportamiento, fue realizado por Linley y Darting (1993) mediante un experimento en laboratorio, en donde observaron y describieron los movimientos que realizan las larvas del estadio cuatro de *Tx. amboinensis* y *Tx. r. rutilus* durante la captura de los huevos que flotan sobre la superficie del agua. Por otro lado, Campos y Lounibos (2000) reportaron la depredación de huevos de *Tx. rutilus* en condiciones de campo, observada durante un estudio sobre la mortalidad y expectativa de vida de esta especie en huecos de árboles, atribuyendo al canibalismo como una de las principales causa de mortalidad. Respecto de los anfibios, Laird (1947) mediante un experimento en el laboratorio, observó que los renacuajos de *Rana* sp. depredaron huevos de *An. farauti* Laveran y *Cx. pullus* Theobald. Sin embargo, destaca que las pocas larvas y huevos destruidos observados durante esa investigación, parecían ser encontrados por casualidad por los renacuajos que se alimentaban en la superficie. Este autor menciona, basándose en estudios de campo y laboratorio, que los renacuajos podrían ser de poca relevancia como predadores de mosquitos.

Reseña de los estudios sobre predadores de huevos de mosquitos en Argentina

Los estudios sobre depredación de huevos de mosquitos en Argentina, son escasos y se remiten mayoritariamente a insectos, siendo uno solo el que hace referencia a vertebrados.

Los estudios sobre predadores de *Ae. aegypti* sugieren que estos ejercen un rol importante en la reducción de huevos de esta especie. Se realizaron tres estudios, uno en Resistencia, Provincia de Chaco (Giménez *et al.*, 2015) y dos en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Byttebier y Fischer, 2010; Fischer *et al.*, 2011), en los cuales se expusieron huevos durante tres meses en el período invernal, y posteriormente se estimó la cantidad de huevos perdidos. Los resultados muestran una disminución de la abundancia de huevos tanto en Resistencia como en la ciudad de Buenos Aires (Fig. 1). Una de las explicaciones para estas pérdidas es la acción de predadores, teniendo en cuenta la pérdida agregada de huevos en algunos soportes en el estudio de Resistencia (Giménez *et al*., 2015), y la detección inesperada de posibles predadores en los dispositivos experimentales en Buenos Aires (Byttebier y Fischer, 2010). Los potenciales predadores identificados fueron: Dermaptera (Forficuloidea), Hymenoptera (Formicidae) e Isopoda (Bathytropidae).

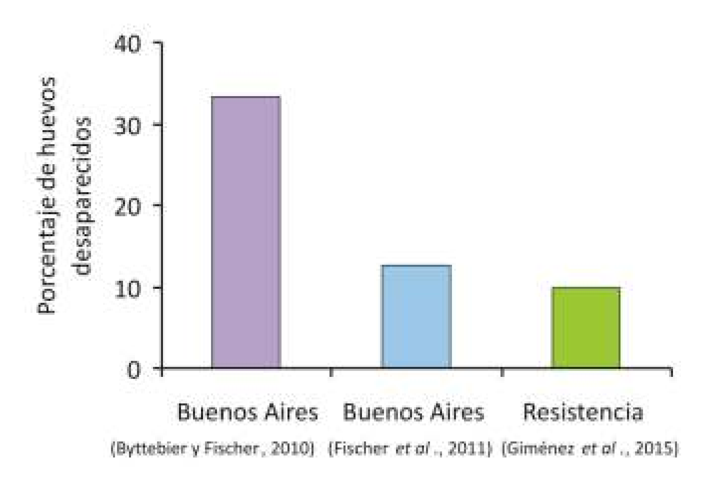


Figura 1: Porcentaje de huevos de *Aedes aegypti* perdidos luego de su exposición invernal en condiciones naturales en distintos estudios.

En estudios posteriores se evaluó la dinámica temporal de la pérdida de huevos durante el invierno y la composición de potenciales predadores asociados a dicha pérdida en la ciudad de Buenos Aires (Byttebier, *ined.*). Los resultados muestran que la pérdida fue mayor a finales del otoño y del invierno posiblemente debido a las temperaturas más elevadas en esos períodos, que habrían favorecido la actividad de los artrópodos y en particular la de los predadores de huevos del mosquito. Los resultados también indicaron una asociación positiva entre la proporción de huevos desaparecidos y los isópodos de la especie *Armadillidium vulgare* Latreille, y los der-mápteros de la familia Forficulidae. En particular los individuos de *A. vulgare* fueron capturados durante toda la temporada invernal y en altas abundancias, por lo tanto podrían reducir el número de huevos en momentos en que la población del mosquito se encuentra más vulnerable, además que suelen encontrarse en ambientes asociados con los sitios de cría de *Ae. aegypti*. En cambio el número de ejemplares de Dermaptera capturados fue considerablemente más bajo.

Estos dos predadores potenciales, fueron seleccionados para los ensayos en laboratorio en los que se expuso en forma conjunta un número conocido de huevos de *Ae. aegypti* con un individuo del predador a evaluar. Ambos predadores consumieron huevos de mosquito en cantidades similares. El consumo promedio de *A. vulgare* por individuo fue de 11,1 huevos/día, mientras que el de los dermápteros fue de 10,5 huevos/día. Es la primera vez que se evidencia a este grupo como un predador de huevos de mosquitos.

Si bien en este estudio ningún género de hormigas ni el orden Blattodea pudo ser asociado con la pérdida de huevos durante el invierno en Buenos Aires, las diferencias con lo observado en otras regiones (Buxton y Hopkins, 1927; Burnham *et al*., 1994; Lee *et al*., 1994; Russell *et al*., 2001) ameritan realizar estudios complementarios.

En el contexto de un estudio sobre *C. decemmaculatus* como control de las poblaciones de *Cx. pipiens* se observó que estos peces, en zanjas de drenaje de los alrededores de la ciudad de La Plata, consumen balsas de huevos recién puestos (Tranchida *et al*., 2010).

Predadores de larvas de mosquitos

Se conocen numerosos taxa de insectos que son predadores naturales de larvas de mosquitos muchos de ellos listados en el artículo pionero de Jenkins (1964). Durante los años sucesivos esa lista se fue incrementando; sin embargo, solo algunas especies pertenecientes a los órdenes Odonata, Hemiptera, Coleoptera y Diptera han sido evaluados como potenciales herramientas de control biológico de mosquitos. Los estudios de laboratorio y las evaluaciones a campo mostraron que algunas especies de odonatos y los culícidos del género *Toxorhynchites* resultaron ser los más eficientes para el control de especies del género *Aedes*, en particular aquellas que se desarrollan en microambientes naturales y artificiales. La eficiencia de los predadores en ambientes temporarios y permanentes no ha sido tan satisfactoria, debido a que intervienen otros factores diferentes a los de los contenedores, que disminuyen el encuentro y la captura de la presa, como por ejemplo la posición del predador y la presa en la columna de agua; la presencia de vegetación que permite a la presa refugiarse; o la presencia de presas alternativas diferentes a los mosquitos que pueden ser preferidas o seleccionadas por el predador.

La potencial utilización de copépodos como predadores de larvas de mosquitos se remonta a 1981, cuando Rivière y Thirel (1981) observaron que el número de larvas de *Ae. aegypti* y *Aedes polynesiensis* Marks fue ampliamente reducido en ovitrampas que contenían *Mesocyclops aspericornis* (Daday); sin embargo, el rol depredador de los copépodos sobre larvas de mosquitos ya era conocido desde principio del siglo XX (ej. Daniels, 1901; Lewis, 1932). Marten y Reid (2007) mencionan que los copépodos Cyclopoidea son los invertebrados más eficientes en el control de larvas de mosquitos, sumado a que la producción en masa es relativamente fácil y económica. Estos autores además des-

tacan que los copépodos de mayor tamaño, de más de 1,4 mm, son los más adecuados para el control de larvas mosquitos, siendo efectivos predadores de larvas del primer estadio, y pudiendo cada copépodo matar a más de 40 larvas de *Aedes* por día. Sin embargo, no son tan eficientes con otras especies pertenecientes a los géneros *Anopheles* y *Culex*.

Los estudios a campo, en hábitats en donde se desarrollan las especies de *Anopheles*, *Culex* y *Aedes* de charcos de inundación, han mostrado que las poblaciones naturales de copépodos pueden reducir considerablemente la producción de mosquitos, aunque no eliminarla como se observó en *Aedes* que se desarrollan en contenedores (Marten y Reid, 2007).

Los peces larvívoros han sido ensayados en laboratorio y en condiciones de campo semicontroladas con el fin de hallar especies efectivas para utilizar en los programas de control de mosquitos. Se han reportado más de 253 especies de peces de agua dulce y salobre como predadores de larvas de mosquitos (Walton, 2007), pertenecientes a familias de la clase Actinopterygii, con distribución en regiones templadas y tropicales. Varias especies fueron reportadas como efectivas en la reducción de la abundancia de mosquitos en sus hábitats naturales y otras han mostrado ser eficientes en hábitats en donde fueron introducidas. Las especies del género *Gambusia* Poey han sido utilizadas en control de larvas de mosquitos por más de 100 años, siendo *Gambusia affinis* (Baird y Girard) y *Gambusia holbrooki* Girard las que mejores resultados han otorgado en los programas de control. Ambas especies han sido introducidas en varios países, obteniéndose resultados diferentes dependiendo de los ambientes y la fauna nativa. Sin embargo, no en todos los hábitats en donde fueron introducidos, se comportaron como efectivos agentes de control de mosquitos (Gratz *et al*., 1996; Rupp, 1996). Esto se debe a que algunos factores bióticos, como la mortalidad causada por predadores (peces piscívoros y aves) (Britton y Moser, 1982), densidad de vegetación acuática (Swanson *et al*., 1996), y otros abióticos, como factores físico-químicos (pH, temperatura, oxigeno disuelto, etc.) y contaminantes (Swanson *et al*., 1996), afectan la eficiencia de estos peces.

Reseña de los estudios sobre predadores de larvas de mosquitos en Argentina

En Argentina hay numerosos organismos que son predadores y que comparten el hábitat con mosquitos inmaduros. La coexistencia depende fundamentalmente de las características del hábitat (tamaño, permanencia, forma y tipo de sustrato), que determina cuáles son las especies de predadores y de mosquitos que pueden colonizar cada uno de ellos. Sin embargo, aún en los casos en los que se registra coexistencia de los predadores con los mosquitos inmaduros en condiciones naturales, y/o se demuestra la efectiva capacidad de consumir larvas de mosquitos en laboratorio, no necesariamente se comprueba que los predadores controlan efectivamente las poblaciones de mosquitos en la naturaleza, ya que las interacciones son complejas y dependen del tipo de ambiente, en algunos de los cuales es difícil de cuantificar.

Los recipientes artificiales son tal vez los hábitats que menor cantidad y diversidad de predadores albergan, con excepción de algunos de gran tamaño. Si bien no conocemos estudios específicos sobre los predadores de mosquitos en recipientes artificiales, observaciones personales en la Región Metropolitana de Buenos Aires (RMBA) confirman la presencia frecuente de algunos insectos en piscinas en desuso, como por ejemplo Odonata (larvas de Anisoptera y Zygoptera), Coleoptera (larvas de hidrofílidos como *Tropisternus* sp. y larvas y adultos de ditíscidos como *Rhantus* sp.) y Heteroptera (adultos de belostomátidos como *Belostoma* sp., y de notonéctidos como *Notonecta sellata* Fieber y *Buenoa fuscipennis* (Berg), estos últimos a veces en muy altas abundancias). Es posible que esta lista se amplíe notablemente si se llevan a cabo estudios intensivos.

Los recipientes naturales como las fitotelmata también albergan una gran diversidad de predadores, si bien hay muy pocos estudios sobre ellos. Entre los predadores que pueden colonizar estos hábitats se encuentran larvas de odonatos (*Mecistogaster amalia* (Burmeister), *Leptagion andromache* Hagen in Selys) (Muzón *et al*., 2009; 2010), adultos de coleópteros Dytiscidae (*Copelatus* sp., *Liodessus* sp.), larvas de Hydrophilidae (*Enochrus* sp. y *Paracymus* sp.) (Campos y Fernández, 2011), larvas de dípteros Culicidae (*Toxorhynchites bambusicolus*, *Toxorhynchites guadeloupensis*, *Runchomyia reversa*, *Sabethes aurescens*, *Sabethes identicus*, *Sabethes undosus)*, Corethrellidae (*Corethrella* sp.), Dolichopodidae (*Systenus* sp.), Ceratopogonidae (*Culicoides* spp.) y Perisceliridae (*Stenomicra* sp.) (Campos, 2013; Campos, 2016a; Campos, 2016b). De los predadores citados, los odonatos son considerados los de mayor nivel en las redes tróficas (*top predator*).

A diferencia de los recipientes (artificiales o naturales), los hábitats superficiales como lagos,

lagunas, humedales y planicies de inundación, zanjas y charcos han sido más estudiados en relación a los organismos que albergan, en parte porque forman parte del universo que habitualmente consideran los limnólogos. Entre los predadores presentes en estos hábitats se incluyen grupos tan diversos como peces, crustáceos, insectos y otros invertebrados, si bien no todos los grupos están presentes en todos los tipos de ambientes acuáticos. Un estudio longitudinal en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Alvarez Costa, 2013) demostró que en lagunas permanentes se registra mayor abundancia de predadores de gran tamaño (longitud > 12 mm) entre los que se destacan los peces de la especie *C. decemmaculatus*, en lagunas y charcos semipermanentes predominan los predadores grandes y medianos (longitud 3-12 mm), y en los ambientes temporarios predominan los predadores más pequeños (longitud < 3 mm) (Tabla 1).

Tabla 1: Abundancias relativas de predadores de tamaño grande (g), mediano (m) y pequeño (p) en hábitats acuáticos de la Ciudad de Buenos Aires (tomado de: Álvarez Costa, 2013). Los signos se refieren al número de ejemplares en las muestras. - : sin ejemplares; +: 1-9 ejemplares; ++: 10-99; +++: 100-999; ++++: más de 1000 ejemplares.

Taxón	Tamaño	Hábitat		
		Permanente	Semipermanente	Temporario
Invertebrata				
Maxillopoda				
Copepoda	p	++++	++++	++++
Hirudinea	m	++	-	+
Insecta				
Odonata				
Libellulidae	g	+	-	-
Aeshnidae	g	-	+	-
Coenagrionidae	g	++	++	-
Lestidae	g	-	+	-
Hemiptera				
Belostoma sp	g	+	+	+
Buenoa sp	m	+++	+++	-
Notonecta sp	m	++	++	-
Coleoptera				
Desmopachria sp	p	+	+	+
Laccophilus sp	m	+	++	-
Liodessus sp	p	+	++	++
Rhantus sp	m	-	++	+
Berosus sp	m	+	-	+
Enochrus sp	p	-	+	+
Tropisternus sp	m	-	++	+
Arachnidae - Acari				
Hydrachnidae	p	+	++	+
Vertebrata				
Cyprinodontiforme				
Cnesterodon decemmaculatus	g	++++	+++	-

A continuación se detallan los estudios realizados sobre distintos grupos taxonómicos con el objetivo de conocer su potencial para controlar o reducir las poblaciones de mosquitos inmaduros. Algunos resultados relevantes para el control de mosquitos inmaduros se detallan en la Tabla 2.

Turbellaria: en un estudio realizado en la región metropolitana de Buenos Aires, Tranchida *et al*. (2009a) encontraron tres especies de dos familias: *Bothromesostoma* cf. *evelinae* Marcus y *Mesostoma ehrenbergii* (Focke) (Typhloplanidae), y *G. anceps* (Dugesiidae) en charcos temporarios coexistiendo

con mosquitos inmaduros de las especies *Aedes albifasciatus* y *Culex dolosus*. En hábitats permanentes se hallaron *B*. cf. *evelinae* y *G. anceps* asociados a la vegetación flotante y junto con *Cx. dolosus* y *Culex eduardoi*. Ninguno de estos turbelarios fueron hallados en arrozales, zanjas de desagüe, recipientes artificiales o axilas de hojas de plantas. Las tres especies fueron capaces de consumir larvas de *Ae. albifasciatus*, *Cx. dolosus*, *Ae. aegypti* y *Cx. pipiens*, y en todos los casos la tasa de consumo varió dependiendo del estadio larval de la presa. La mayor tasa de consumo fue registrada para *G. anceps*, cuyos individuos consumieron menos larvas de estadios avanzados (entre 8 y 10 larvas/ día) que larvas de estadios iniciales, para las cuales el consumo dependió del tamaño del predador, siendo de 10-13 larvas/día para predadores pequeños (<0,5 cm de largo) y de 17-20 larvas/día para predadores más grandes (>0,5 cm de largo). El consumo de *M. ehrenbergii* fue menor, de 8-12 larvas/día de cualquier estadio para los predadores más grandes, mientras que los predadores de menor tamaño consumieron un mayor número de larvas pequeñas (entre 8-11 larvas/día) que de larvas grandes (4-6 larvas/día). *Bothromesostoma* cf. *evelinae* fue el predador que menos larvas consumió, y todos los individuos estudiados fueron de tamaño pequeño. El consumo de larvas de los estadios I, II y III fue de 6-7 larvas/día, significativamente mayor que el consumo de larvas de estadio IV que alcanzó las 3-4 larvas/ día. Ninguno de los tres predadores estudiados mostró preferencia entre larvas de *Ae. aegypti* y de *Cx. pipiens*. La tasa de consumo de *G. anceps* y de *B*. cf. *evelinae* se mantuvieron constantes durante cinco días, mientras que *M. ehrenbergii* disminuyó su consumo luego de cuatro días de consumo constante. Con respecto a su tolerancia a condiciones adversas, tanto *G. anceps* como *M. ehrenbergii* sobrevivieron y pudieron poner huevos luego de un período de 20 días de sequía, en tanto que los individuos de *B*. cf. *evelinae* no sobrevivieron más de 10 días a la sequía. Las tres especies sobrevivieron 20 días en agua colectada de recipientes artificiales en cementerios, y la supervivencia fue máxima para *G. anceps*, intermedia para *M. ehrenbergii*, y baja para *B*. cf. *evelinae*. Teniendo en cuenta sus altas tasas de consumo sostenido en el tiempo, y su mayor capacidad de sobrevivir a la desecación y reproducirse, *G. anceps* fue evaluado como el mejor candidato para estudios de control de mosquitos. En un experimento posterior de un mes de duración, para evaluar el efecto de *G. anceps* en recipientes artificiales sobre la emergencia de mosquitos adultos, Tranchida *et al*. (2014), observaron que la presencia de los predadores tuvo como consecuencia una reducción significativa en la producción de adultos de *Ae. aegypti* y de *Cx. pipiens* tanto en recipientes pequeños (tipo ovitrampas) como en cubiertas de automóvil, y tanto a densidades iniciales altas y bajas de larvas. En un experimento de mayor duración se estudió la fluctuación estacional en la abundancia de larvas en recipientes con y sin el predador. Los resultados mostraron abundancias casi nulas de *Ae. aegypti* en los recipientes conteniendo *G. anceps*, mientras que en los controles, la abundancia de este mosquito fue máxima (115 larvas/0,5 litro de agua) en marzo. En cambio para *Cx. pipiens* no se registró el mismo efecto, observándose abundancias similares en recipientes con *G. anceps* y en los controles. Se sugirió que *G. anceps* podría ser utilizada como herramienta de control principalmente para *Ae. aegypti* en recipientes pequeños, ya que su capacidad predatoria podría verse disminuida en recipientes de gran tamaño como tanques donde los mosquitos fácilmente podrían escapar de su alcance.

Crustacea: se han estudiado dos grupos de predadores como potenciales agentes de control de mosquitos inmaduros: los Decapoda y los Copepoda Ciclopoidea.

Decapoda: dos especies pertenecientes a este Orden fueron estudiadas, *Macrobrachium borellii* Nobili y *Palaemonetes argentinus* Nobili, ambos frecuentes en la planicie de inundación del río Paraná. La dieta de *M. borellii* en condiciones naturales es omnívora, consumiendo algas y distintos grupos de invertebrados incluyendo oligoquetos, crustáceos e insectos bentónicos o asociados a la costa. En este estudio realizado en una laguna somera de la planicie de inundación del río Paraná, no se registró coexistencia de *M. borellii* con mosquitos inmaduros, por lo cual no es posible saber si este crustáceo los consume en condiciones naturales (Collins y Paggi, 1998). En laboratorio se comprobó la capacidad de consumir entre 12 y 38 larvas de mosquitos por día cuando era el único alimento ofrecido, y dependiendo del tamaño del predador (Collins, 1998). Para *P. argentinus* se observó, en un estudio realizado en condiciones naturales, una alimentación omnívora consumiendo algas y distintos grupos de invertebrados incluyendo oligoquetos, crustáceos e insectos bentónicos o asociados a la costa. Al igual que para *M. borelli*i, en el estudio realizado en una laguna somera de la planicie de inundación del río Paraná, no se registró coexistencia del predador con mosquitos inmaduros (Collins, 1999). En condiciones de laboratorio el consumo puede alcanzar hasta 20 larvas por día cuando es el único alimento y es ofrecido en exceso (Giri y Collins, 2003).

Copepoda Ciclopoidea: si bien son caracte-

rísticos de cuerpos de agua superficiales como charcos temporarios o lagunas permanentes, los estudios realizados evaluaron su aplicación para el control de mosquitos inmaduros en recipientes artificiales. Las especies de copépodos que coexisten naturalmente con mosquitos inmaduros en ambientes acuáticos permanentes en la provincia de Buenos Aires son: *M. longisetus*, *M. albidus*, *A. robustus*, y *Metacyclops mendocinus* (Wierzejski), y en charcos temporarios: *Mesocyclops annulatus* (Wierzejski) y *D. uruguayensis* (Tranchida *et al.*, 2009b). Todas estas especies fueron capaces de consumir larvas de mosquitos en condiciones de laboratorio. Para cuatro de estas especies se realizaron estudios más detallados y se observó que el consumo total difirió según la especie del predador y el estadio de presa ofrecido. *M. longisetus* y *M. albidus* fueron capaces de consumir larvas de los cuatro estadios, tanto de *Ae. aegypti* como de *Cx. pipiens*, aunque el consumo de los primeros estadios fue mayor que el de los últimos, siendo de unas 12-14 larvas I/día y de unas 7-10 larvas II/día. En cambio *A. robustus* y *D. uruguayensis* sólo consumieron larvas de los primeros estadios de ambas especies de mosquitos, alcanzando consumos de unas 5-6 larvas I/día y 3-5 larvas II/día. Los adultos de *M. longisetus*, *A. robustus* y *D. uruguayensis* mostraron una supervivencia alta a la desecación del ambiente durante 30 días, y en cambio los de *M. albidus* murieron luego de 15 días. Entre las cuatro especies analizadas, *A. robustus* mostró una mayor tolerancia a la exposición en agua colectada en floreros de un cementerio, en tanto que *D. uruguayensis* y *M. longisetus* y *M. albidus* tuvieron mortalidades de entre 20 y 40 % en el mismo período (Tranchida *et al.*, 2009b).

Entre las especies de copépodos que coexisten con mosquitos en la provincia de Buenos Aires, la más estudiada es *M. annulatus*. En estudios de laboratorio se comprobó la capacidad de consumir larvas del primer estadio de *Ae. aegypti* como de *Cx. pipiens* (Micieli *et al.*, 2002). En el mismo estudio se concluyó que la capacidad de consumo varía en función de la disponibilidad de alimento alternativo (se reduce casi totalmente en presencia de algas y protozoos), de la especie de mosquito (el predador mostró una preferencia marcada por larvas de *Ae. aegypti* por sobre *Cx. pipiens* cuando ambas eran ofrecidas en forma conjunta), y de la concentración de larvas presentes (el consumo observado fue de 25 y 16 larvas por día en un volumen de 3 y 100 mL respectivamente). En recipientes experimentales, bajo condiciones seminaturales, en la ciudad de La Plata, partiendo de un número inicial de 20 copépodos en 700 mL de agua, estos fueron capaces de persistir durante toda la temporada cálida (desde septiembre hasta marzo) e incluso reproducirse. En los recipientes con copépodos se observó mayor actividad de oviposición por parte de *Ae. aegypti* que en los controles, en coincidencia con estudios anteriores en otras regiones. Por otra parte, la presencia de copépodos afectó significativamente la supervivencia de las larvas de *Ae. aegypti*, y se observó una relación inversa entre la abundancia de copépodos y la supervivencia de las larvas de mosquitos. Para densidades de copépodos superiores a 23 individuos por cada 700 mL de agua, el control de los mosquitos fue total (Marti *et al.*, 2004).

Los resultados obtenidos en relación a la capacidad de consumo, tolerancia a la desecación y al agua de recipientes artificiales sugieren que varias de las especies de copépodos estudiadas podrían ser utilizadas para controlar o reducir la proliferación de mosquitos en este tipo de recipientes.

Insecta: en este taxón los que fueron estudiados en Argentina en relación a su capacidad de consumir larvas de mosquitos son Odonata, Heteroptera, Coleoptera y Diptera.

Odonata: a diferencia de los coleópteros y heterópteros mencionados, sólo los estadios inmaduros de los odonatos son acuáticos. Solamente hay un estudio sobre la depredación de larvas de este orden sobre mosquitos inmaduros, realizado para la especie *Ischnura fluviatilis* Selys de la familia Coenagrionidae (Campos, 1994). Este predador es frecuente en zanjas de desagüe de la región metropolitana de Buenos Aires caracterizadas por su alto nivel de polución, donde comparte el hábitat principalmente con *Cx. pipiens* y en menor medida con *Cx. dolosus*. El análisis de las heces de individuos capturados en campo mostró que estos predadores tienen un hábito generalista, y entre las presas consumidas se encuentran las larvas de mosquitos, larvas de quironómidos, copépodos, cladóceros, ostrácodos, nemátodos y otros artrópodos que no pudieron ser identificados. Las proporciones de rastros de cada uno de estos tipos de presa variaron entre ambientes acuáticos, hallándose rastros de culícidos en el 19 % de los predadores analizados en un ambiente acuático y en el 9 % de los predadores correspondientes a otro sitio de estudio. Los resultados indican que la tasa de consumo de mosquitos depende de la abundancia relativa de las presas alternativas presentes en el ambiente acuático, en particular de los quironómidos. Estos últimos serían la presa preferida por este predador, probablemente debido a su menor movilidad y hábitos bentónicos. Los resultados del estudio sugieren que este tipo de predador puede ser efectivo solamente en hábitats con una reducida diversi-

dad de presas alternativas (Campos, 1994).

Heteroptera: en este grupo fueron estudiados como predadores de mosquitos en Argentina el belostomátido *Belostoma elegans* Mayr, y los notonéctidos *N. sellata, B. fuscipennis*. Las tres especies son frecuentes en los ambientes acuáticos temporarios y permanentes de la región metropolitana de Buenos Aires, y fueron capaces de consumir todos los estadios larvales del mosquito. El estudio comparativo de la capacidad de consumo de los adultos de estas especies sobre distintos estadios larvales de *Cx. pipiens* (Fig. 2) mostró que el predador de mayor tamaño, *B. elegans*, consumió mayor cantidad de larvas de los últimos estadios, mientras en el otro extremo, *B. fuscipennis* mostró un consumo menor, que fue más alto sobre larvas de segundo estadio (Fischer, *inéd.*). Finalmente *N. sellata*, de tamaño intermedio, mostró consumos intermedios, con mayor eficacia sobre las larvas de segundo y tercer estadio (Fischer *et al.*, 2012).

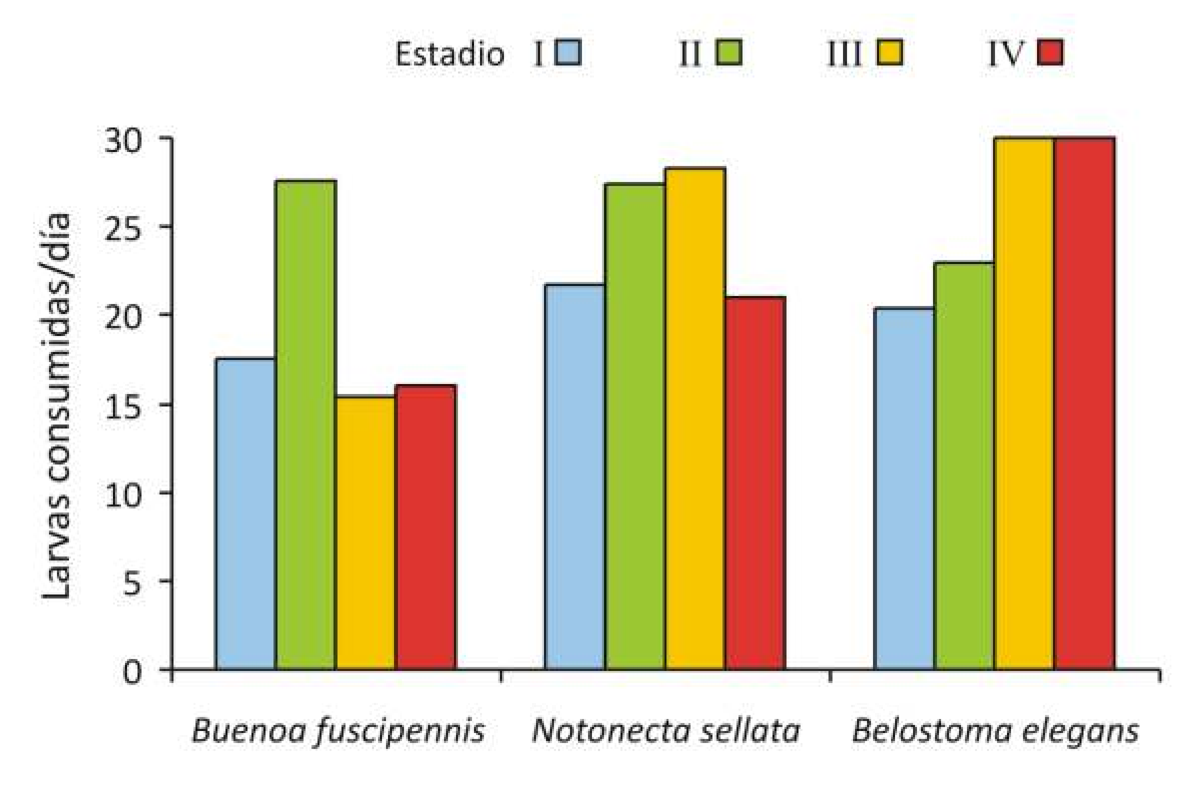


Figura 2: Consumo de tres especies de Heteroptera sobre los distintos estadios de *Cx. pipiens*. I, II, III y IV se refieren a larvas de primer, segundo, tercer y cuarto estadio de los mosquitos consumidos.

Para *B. fuscipennis* se realizaron estudios en laboratorio analizando el efecto de la complejidad estructural del hábitat sobre el comportamiento alimentario de este predador. Si bien en los distintos experimentos se observó una leve reducción en el consumo en presencia de refugios, las diferencias no fueron significativas en la mayoría de los casos. Los resultados mostraron que este predador tiene una respuesta funcional de tipo 2, y que el tipo de respuesta, la tasa de ataque o tiempo de manipulación no varían en presencia o ausencia de refugios para las presas. En un experimento de exposición simultánea a los cuatro estadios larvales y a las pupas, se registró una preferencia por larvas de segundo estadio, seguida por larvas del tercero, y un consumo mínimo de larvas de primer y cuarto estadio. En ningún caso este predador se alimentó sobre las pupas y cuando fue puesto en contacto con más de un tipo de presas (larvas de mosquito y cladóceros, o larvas de mosquito y larvas de quironómido) en todos los casos consumió ambos tipos de presa. Se registró una preferencia por cladóceros del género *Moina* sp. cuando ésta era la presa alternativa, independientemente de la densidad relativa de ambas presas. En cambio en presencia de larvas de *Chironomus* sp. se observó una preferencia por las larvas de mosquito, que fue algo más alta en ausencia de refugios para las presas. Los resultados sugieren que éste podría ser un agente eficiente de control en hábitats de baja complejidad estructural donde no sean abundantes los cladóceros como presas alternativas (Fischer *et al.*, 2013). Hasta el momento no se evaluó la factibilidad de criar masivamente esta especie. Sin embargo, en la región metropolitana de Buenos Aires *B. fuscipennis* alcanza altas abundancias en ambien-

tes acuáticos artificiales de gran tamaño como tanques australianos o algunas piletas de natación en desuso durante el invierno (Fischer, *inéd*.), que podrían ser utilizados como fuente de individuos si se quisieran efectuar ensayos de control biológico a campo.

Para *N. sellata* se evaluaron los efectos no letales sobre los mosquitos en condiciones de laboratorio. Los resultados mostraron que los individuos de *Cx. pipiens* criados en presencia pero sin contacto tardan aproximadamente dos días más en completar su desarrollo, y que los adultos emergidos son de menor tamaño que los criados en ausencia de predadores. Esto sugiere que además de los efectos letales por consumo considerados en la mayor parte de los estudios, los predadores ejercen otros efectos que pocas veces son cuantificados, y que representarían una reducción adicional en el *fitness* debido al retraso en la reproducción y la producción de individuos más pequeños con menor fecundidad (Fischer *et al.*, 2012).

Coleoptera: entre los coleópteros predadores de mosquitos que fueron estudiados en Argentina se destacan las larvas y adultos de varias especies de la familia Dytiscidae y las larvas de varias especies de la familia Hydrophilidae. Los estudios comparativos del consumo de distintos estadios larvales de mosquitos del género *Culex* por parte de los adultos de *Liodessus* sp. (Fischer, inéd.) las larvas de *Tropisternus lateralis limbatus* (Brullé) (Fischer *et al*., 2001), y las larvas y adultos de *Rhantus signatus signatus* (Fabricius) (Michat *et al*., 2001) fueron capaces de depredar sobre todos los estadios larvales de mosquitos (Fig. 3). Entre los predadores analizados los que mostraron menor consumo fueron los adultos de *Liodessus* Guignot, que fueron más efectivos para consumir larvas de segundo estadio, y los de mayor consumo fueron los adultos de *R. s. signatus* con una alta tasa de consumo de todos los estadios aunque algo mayor sobre larvas de segundo estadio. Entre los predadores en estadio larval, se observa un aumento en el consumo entre estadios sucesivos de la misma especie. Las larvas de *T. l. limbatus* de cualquier estadio consumieron preferentemente larvas pequeñas de mosquitos, aunque el consumo fue mayor para los predadores de estadios más avanzados. Además el tamaño de las presas fue aumentando desde un consumo mayor de larvas de primer estadio para las larvas más pequeñas del predador hacia un consumo mayor de larvas de segundo estadio por parte de las larvas más grandes del mismo predador. Un patrón similar se observa para *R. s. signatus*, aunque los estadios más pequeños del predador consumieron predominantemente larvas de mosquitos del segundo estadio, y las larvas más grandes del mismo predador consumieron predominantemente larvas de mosquitos del tercer estadio (Fig. 3).

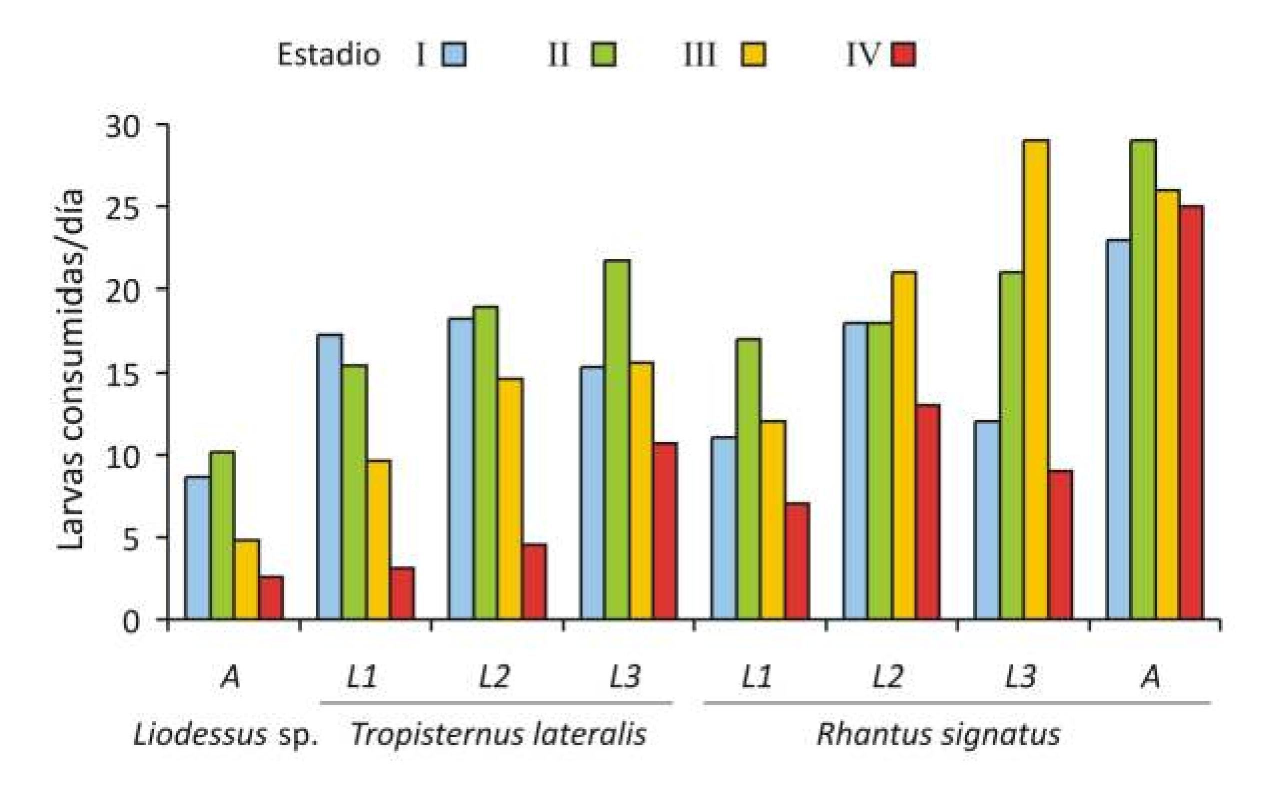


Figura 3: Consumo de larvas y/o adultos de tres especies de Coleoptera sobre los distintos estadios de *Cx. pipiens*. I, II, III y IV se refieren a larvas de primer, segundo, tercer y cuarto estadio de los mosquitos consumidos. Los estados del predador son identificados como A: adulto; y L1, L2, L3: larvas de primer, segundo y tercer estadio respectivamente.

Los estudios sobre el desarrollo larval de los predadores a temperaturas de 22-25 ºC mostraron que el desarrollo completo de *T. l. limbatus* dura unos 35 días, de los cuales 17 corresponden a las etapas acuáticas de huevos y larvas (Fischer *et al*., 2001). Para el mismo rango de temperaturas el desarrollo de *R. s. signatus* duró unos 30 días, de los cuales unos 20 días correspondieron a la etapa acuática de maduración de los huevos y desarrollo de las larvas (Michat *et al*., 2001).

Otro estudio sobre la respuesta funcional de las larvas de *Tropisternus setiger* Germar (con hábitos similares a los de *T. l. limbatus*) mostró que este predador tiene una respuesta funcional de tipo 2 para cualquiera de las combinaciones de estadios de predador y de presas. Los resultados mostraron que la tasa de depredación aumenta con el tamaño del predador y disminuye con el tamaño de la presa (Balseiro y Fernández, 1992).

Diptera: estudios en laboratorio mostraron que las larvas de *Psorophora ciliata* son predadores de mosquitos inmaduros, consumiendo un promedio de 13 larvas/día. Además a partir de un estudio del contenido estomacal de individuos colectados de charcos temporarios en la región metropolitana de Buenos Aires se comprobó el efectivo consumo por parte de los estadios larvales más avanzados del predador sobre larvas de *Ae. albifasciatus* (Campos *et al*., 2004).

Peces: las dos especies estudiadas con cierto detalle son *C. decemmaculatus* y *Jenynsia multidentata*. Ambas especies habitan una variedad de hábitats permanentes o temporarios con conexión a ambientes permanentes como charcos, bañados o lagunas (Ferriz *et al*., 1999). Tienen hábitos alimentarios omnívoros, consumiendo detritos, algas, perifiton, zooplancton, crustáceos e insectos, aunque en proporciones distintas entre ambas especies (Quintans *et al*., 2009). Para ambas especies se comprobó la capacidad de predar sobre larvas de *Cx. pipiens*, con un consumo de 53 y 63 larvas/día por parte de *C. decemmaculatus* y *J. multidentata* respectivamente (Marti *et al*., 2006). Estudios posteriores realizados en laboratorio mostraron diferencias en el consumo entre las especies, demostrando una ingesta mayor por parte de *J. multidentata* que de *C. decemmaculatus*, y además que las hembras se alimentan más que los machos. Además el consumo mostró una relación positiva con el tamaño del predador en ambos sexos y especies. Los experimentos también mostraron una preferencia de *C. decemmaculatus* por larvas de *Ae. aegypti* por sobre las de *Cx. pipiens*, si bien hay que considerar que *Ae. aegypti* no coexiste con *C. decemmaculatus* en la naturaleza (Bonifacio *et al*., 2014). Otros estudios de la alimentación de *C. decemmaculatus* en laboratorio mostraron una preferencia de los peces más chicos por zooplancton de gran tamaño como copépodos o cladóceros, de los peces medianos por larvas de quironómido y de los peces más grandes por cladóceros. En ningún caso la preferencia fue por larvas de mosquitos (Quintans *et al*., 2010).

Según los estudios realizados, su potencialidad como control de las abundancias de larvas de mosquitos difiere según el tipo de ambiente acuático. Por ejemplo en lagunas someras hipereutróficas de Uruguay el análisis del contenido estomacal mostró que en condiciones naturales solamente *J. multidentata* había consumido mosquitos inmaduros en condiciones naturales y a lo largo de todo el año, mientras *C. decemmaculatus* no había consumido larvas de mosquitos en ninguna oportunidad (Quintans *et al*., 2009). Estos resultados sumados a la preferencia por otros ítems alimentarios por sobre las larvas de mosquitos llevó a la conclusión de que en este tipo de ambientes no serían adecuados para el control biológico (Quintans *et al*., 2010). En cambio en hábitat más pequeños con alta abundancia de mosquitos como las zanjas de drenaje urbanas se obtuvieron resultados diferentes. En los alrededores de La Plata, *C. decemmaculatus* estuvo presente en el 62 % de las zanjas estudiadas, y en un 21 % de los casos compartiendo el hábitat con *J. multidentata*. La única especie de mosquito presente en estos ambientes acuáticos fue *Cx. pipiens*, cuyas larvas y pupas estuvieron predominantemente en las zanjas en las que no había peces. La liberación de *C. decemmaculatus* en las zanjas llevó a la reducción gradual de la abundancia de mosquitos inmaduros, alcanzando valores cercanos a cero en 22 semanas en las zanjas donde se sembraron 7 peces/m^2, en 15 semanas en las zanjas donde se sembraron 13 peces/m^2 (Tranchida *et al*., 2010) y en 17 días en las zanjas en que se sembraron 113 peces/m^2 (Marti *et al*., 2006). El análisis de los contenidos estomacales de los peces sugiere que éstos fueron la causa de la disminución (Marti *et al*., 2006), y la presencia de peces y las abundancias despreciables de mosquitos inmaduros persistieron durante dos años posteriores a la siembra (Tranchida *et al*., 2010).

Tabla 2: Síntesis de los estudios realizados para los distintos taxones de predadores analizados en el presente capítulo. L.: Laboratorio, N: Naturaleza, S: condiciones naturales semi-controladas. En los casos en que se registró preferencia se indica "presa preferida" > "presa menos preferida".

Taxón	Estadio en el cual es predador	Tipo de estudios en Argentina	Alimentacion y preferencia alimentaria	Consumo máximo diario	Estrategia para resistir a la desecación	Tipo de hábitat con perspectivas de control
Turbellaria						
Girardia anceps	adulto	L, S	*Ae. aegypti* = *Cx. pipiens*. mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	20 larvas/día	huevos de resistencia	recipientes
Bothromesostoma cf. *evelinae*	adulto	L	*Ae. aegypti* = *Cx. pipiens*. mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	12 larvas/día	no	no resisten desecación
Mesostoma ehrenbergii	adulto	L	*Ae. aegypti* = *Cx. pipiens*. mosquitos: larvas I-II-III > larvas IV	4 larvas/día	huevos de resistencia	-
Crustacea: Decapoda						
Decapoda						
Macrobrachium borellii	adulto	L, N	omnívoro	12-38 larvas/día	no	-
Palaemonetes argentinus	adulto	L, N	omnívoro	20 larvas/día	no	-
Copepoda						
Mesocyclops longisetus	adulto	L	mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	14 larvas I/día	huevos de resistencia	recipientes
Macrocyclops albidus	adulto	L	mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	12 larvas I/día	no	no resisten desecación
Acanthocyclops robustus	adulto	L	mosquitos: sólo larvas I-II	6 larvas I/día	huevos de resistencia	recipientes
Metacyclops mendocinus	adulto	L	no se conoce	no se conoce	no se conoce	no fue posible criarlo
Diacyclops uruguayensis	adulto	L	mosquitos: sólo larvas I-II	6 larvas I/día	huevos de resistencia	recipientes
Mesocyclops annulatus	adulto	L, S	protozoos > mosquitos *Ae. Aegypti* > *Cx. pipiens*. mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	16-25 larvas I/día	huevos de resistencia	recipientes
Insecta						
Odonata						
Ischnura fluviatilis	larvas	N	predador generalista: quironómidos > mosquitos	no se conoce	dispersión por vuelo de los adultos	hábitats con baja diversidad de presas alternativas
Heteroptera						
Belostoma elegans	ninfas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas III-IV > larvas I-II	30 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Notonecta sellata	ninfas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas II-III > larvas 1-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Buenoa fuscipennis	ninfas y adultos	L	predador generalista cladoceros > mosquitos > quironómidos mosquitos: larvas II > larvas I-III-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	hábitats sin vegetación como piletas de natación en invierno
Coleoptera						
Liodessus sp.	larvas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	10 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Tropisternus spp.	larvas	L	predador generalista mosquitos: larvas I-II > larvas III-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Rhantus signatus signatus	larvas y adultos	L	predador generalista mosquitos: larvas II-III > larvas 1-IV	28 larvas/día	dispersión por vuelo de los adultos	-
Diptera						
Psorophora ciliata	larvas	L, N	predador generalista	13 larvas/día	huevos de resistencia y dispersión por vuelo de los adultos	-
Vertebrata: Pisces						
Cnesterodon decemmaculatus	adulto	L, N	omnívoro	53 larvas/día	No tiene	zanjas permanentes

Predadores de mosquitos adultos

Los predadores de mosquitos adultos fueron menos estudiados que los de los estados inmaduros, y la mayoría de las observaciones fueron realizadas en experimentos de laboratorio o en estudios en condiciones naturales o seminaturales con clausuras. Por lo tanto resulta difícil extrapolar el impacto de cada uno de los predadores estudiados sobre las poblaciones de mosquitos en la naturaleza. Se conocen varias especies de Arachnida, Insecta y Vertebrata que depredan mosquitos adultos (Jenkins, 1964).

Jenkins (1964) y Mogi (2007) resumieron el conocimiento reportado por numerosos autores sobre la depredación por arañas pertenecientes a las familias Agelenidae, Araneidae, Linyphiidae, Lycosidae, Nephilidae, Pholcidae, Pisauridae Salticidae, Sparassidae, Tetracnathidae, Theridiidae, Thomisidae, Uloboridae, etc. Teniendo en cuenta que algunas especies de arañas que se alimentan de mosquitos fueron descriptas hace menos de quince años, es esperable que el conocimiento en esta área continúe incrementándose en los próximos años.

Entre las arañas frecuentes en el interior de las viviendas, *Akela* sp., *Salticus scenisus* (Clerck) y *Evarcha culicivora* Wesolowska y Jackson (todas de la familia Salticidae), *Theridion rufipes* Lucas (Theridiidae) y *Crossopriza lyoni* (Blackwall) (Pholcidae) fueron identificadas como predadoras eficientes de mosquitos domiciliarios como *Ae. aegypti*, *Cx. pipiens* y *Anopheles gambiae* (Jenkins, 1964; Mogi, 2007).

En las cañas de bambú se observó que una especie de la familia Salticidae (*Paracyrba wanlessi* Zabka y Kovac) y varias especies de la familia Theridiidae capturan con su tela mosquitos adultos que emergen de los internudos (Mogi, 2007).

En experimentos con clausuras realizados en campos de cultivo de arroz se observó que varias especies de la familia Lycosidae, entre ellas *Pirata piraticus* (Clerck), capturan adultos de *Culex tritaeniorhynchus* luego de la emergencia (Takagi *et al*., 1996).

Laird (1947) menciona que el Tetracnathidae *Meta* sp. captura muchos mosquitos con su tela orbicular dispuesta en posición vertical sobre el pasto que bordea los cuerpos de agua. Dicha tela captura mosquitos recién emergidos y hembras que van a oviponer.

Entre las arañas que construyen sus redes en las puntas de hojas largas verdes como *Hygropoda dolomedes* (Doleschall) y *Dendrolycosa* sp. (familia Pisauridae) los mosquitos constituyeron una fracción del 25 % o 30 % de su dieta respectivamente (Mogi 2007).

Finalmente algunas especies como *Agelenopsis naevia* (Walckenaer) (familia Agelenidae) colocan sus redes en recipientes artificiales y cubiertas de automóviles capturando mosquitos adultos cerca del agua. Otras especies como *Heteropoda venatoria* (L.) (familia Sprassidae) capturan los mosquitos directamente sin el uso de redes (Mogi 2007).

Entre los insectos, los odonatos tanto de los subordenes Anisoptera como Zygoptera son los que cuentan con mayor número de especies citadas como predadores de mosquitos adultos, entre los cuales una extensa lista es citada por Jenkins (1964). La mayor cantidad de especies mencionadas por Jenkins proviene del estudio de Bromley (1948), quien menciona que los odonatos son los enemigos insectos más persistentes, con actividad diurna y crepuscular. Este autor cita 24 especies pertenecientes a 17 géneros de odonatos adultos depredando mosquitos adultos, correspondientes a 10 especies de los géneros *Aedes*, *Culex*, *Mansonia* y *Psorophora*. En un estudio más reciente, se observaron a las especies *Pantara hymaneaea* (Say) y *Erythemis collocata* (Hagen), depredando a *Anopheles freeborni* durante la formación de enjambres en condiciones naturales (Yuval y Bouskila, 1993).

Entre los Hemiptera, los Gerridae y los Veliidae han sido observados capturando mosquitos sobre la superficie del agua, mientras que los Hydrometridae capturan y se comen a los mosquitos que emergen y que van a oviponer. También se han documentado, especies de Reduviidae depredando mosquitos dentro de las viviendas (Jenkins, 1964) y en los internudos de bambú (Mogi, 2007). Varias familias de Diptera están involucradas en la depredación de mosquitos adultos: Anthomyiidae, Asilidae, Dolichopodidae, Empididae, Muscidae, Ceratopogonidae y Simuliidae (Jenkins, 1964), siendo los Asilidae los más destacados. Solo dos familias de Hymenoptera poseen especies que han sido citadas como predadoras de mosquitos adultos, Formicidae y Vespidae. Otros grupos de menor importancia son los Mantidos, Mecoptera y Coleoptera Staphilinidae (Jenkins, 1964).

Entre los vertebrados, algunos grupos de aves, anfibios, murciélagos y reptiles se encuentran entre los predadores naturales de mosquitos adultos (Jenkins, 1964). Reiskind y Wund (2009) realizaron un experimento en un recinto cerrado para probar la hipótesis de que los murciélagos *Myotis septentrionalis* Trouessart reducen la abundancia de mosquitos, examinando el efecto sobre la actividad de oviposición de las hembras de *Culex* spp. Los resultados mostraron una reducción significativa de la actividad de oviposición en presencia de los murciélagos, que fue atribuida a la depredación directa sobre las hem-

bras y no a cambios en el comportamiento de las mismas.

No se conocen estudios sobre predadores de mosquitos adultos en Argentina.

Consideraciones generales

El inventario de predadores de mosquitos en sus diferentes estados de desarrollo es extenso y abarca una amplia diversidad de taxa; sin embargo, pocas especies fueron efectivas en el control de mosquitos. Las investigaciones fueron mayoritariamente enfocadas hacia el control de los estados inmaduros (principalmente las larvas) debido a que éstos se desarrollan en hábitats relativamente acotados de los cuales no pueden escapar, sumado a que la depredación sobre este estado puede actuar en forma densodependiente, siendo más importante cuando las abundancias de presas son altas. Entre los predadores conocidos, los peces larvívoros fueron los más efectivos en el control de mosquitos que se desarrollan en charcos o en recipientes de gran capacidad, mientras que los copépodos fueron efectivos para el control de las especies de mosquitos que se desarrollan en recipientes de menor tamaño. Contrariamente, pocos fueron los estudios orientados a evaluar el efecto de los predadores de los huevos y de los mosquitos adultos, a pesar que se conocen muchas especies que depredan sobre ellos.

De los estudios realizados en Argentina, se observa que son pocas las especies conocidas como predadores de las especies de mosquitos nativos, y solo algunos fueron evaluados en condiciones experimentales. Esos estudios han tenido poca continuidad, dejando un vacío de conocimiento en cuanto a los diferentes aspectos que intervienen en la relación predador-presa, y la eficiencia en condiciones de campo. Es evidente que a fin de hallar predadores que puedan implementarse en campañas de control, se requiere intensificar la búsqueda, e identificar las especies que naturalmente depredan sobre las diferentes especies de mosquito, para luego profundizar los estudios de efectividad teniendo presente la complejidad de la interacción predador-presa en distintos contextos ecológicos.

Bibliografía

1. Alvarez Costa A. 2013. Composición taxonómica y funcional de la fauna macroscópica en charcos y lagunas de distinta permanencia en la ciudad de Buenos Aires. Tesis de grado (UBA-FCEN).
2. Bacot A. 1916. Reports on questions connected with the investigations of non-malarial fevers in West Africa. Rep Yellow Fever Comm West Africa. 3: 1-191.
3. Balseiro EG, Fernández LA. 1992. La relación depredador-presa entre larvas de *Tropisternus setiger* (Coleoptera: Hydrophilidae) y *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae): efectos del tamaño del depredador y de la presa. Rev Soc Entomol Argent. 51: 79-85.
4. Beketov MA, Liess M. 2007. Predation risk perception and food scarcity induce alterations of life-cycle traits of the mosquito *Culex pipiens*. Ecol Entomol. 32: 405-410.
5. Berois N, Arezo JM, de Sá RO. 2014. The neotropical genus *Austrolebias*: An emerging model of anual killifishes. Cell Dev Biol. 3: 2.
6. Bonifacio AF, Aun ML, Martori RA. 2014. Caracterización del consumo de larvas de culícidos (Diptera) en dos especies de peces indígenas de la zona central de Argentina. Iheringia Sér Zool. 104: 284-289.
7. Britton RH, Moser ME. 1982. Size specific predation by herons and its effect on the sex-ratio of natural populations of the mosquito fish *Gambusia affinis* Baird and Girard. Oecologia. 53: 146-151.
8. Bromley SW. 1948. Insect predators of mosquitoes. Proc Ent Soc Wash. 50: 235-238.
9. Burnham KD, Baldridge RS, Duhrkopf RE, Vodopich DS. 1994. Laboratory study of predation by *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) on eggs of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 31: 770-771.
10. Buxton PA, Hopkins GHE. 1927. Researches in Polynesia and Melanesia, an account of investigations in Samoa, Tonga, the Ellice group and the new Hebrides in 1924, 1925, Part I-IV. Nº 1 Mem Lond Sch Hyg Trop Med.
11. Byttebier B, Fischer S. 2010. Efecto de la predación de huevos de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) durante el invierno en la Ciudad de Buenos Aires. IV Reunión Binacional de Ecología. Buenos Aires, Argentina. p. 330.
12. Campos RE. 1994. Importancia de las larvas de culicidos en la dieta de *Ischnura fluviatilis* Selys (Odonata: Zygoptera) en habitats naturales de los alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires. Rev Soc Entomol Argent. 53: 51-56.
13. Campos RE. 2013. The aquatic communities inhabiting internodes of two sympatric bamboos in Argentinean subtropical forest. J Insect Sci. 13: 93.
14. Campos RE. 2016a. Phytotelmata colonization in bamboo (*Guadua* sp.) culms in northeast Argentina. J Nat Hist. 50: 923-941.
15. Campos RE. 2016b. Aquatic Diptera assemblages in four sympatric *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata in flowering and senescent times. J Nat Hist. 50: 905-921.
16. Campos RE, Lounibos LP. 2000. Life tables of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in nature in southern Florida. J Med Entomol. 37: 385-392.
17. Campos RE, Fernández LA, Sy VE. 2004. Study of the insects associated with the floodwater mosquito *Ochlerotatus albifasciatus* (Diptera: Culicidae) and their possible predators in Buenos Aires Province, Argentina. Hydrobiologia. 524: 91-102.
18. Campos RE, Fernández LA. 2011. Coleopterans associated with plants that form phytotelmata in subtropical and temperate Argentina, South America. J Insect Sci. 11: 147.
19. Chadee DD, Small GJ. 1991. Egg cannibalism in *Toxorhynchites moctezuma* in Trinidad, West Indies. J Fla Mosq Control Assoc. 62: 20-21.
20. Charles L, Charles K, Rodríguez A, Quiroz H, Martinez D, Solís C, Badii M. 1998. Selectividad de presas de *Laccophilus fasciatus* Aube (Coleoptera: Dytiscidae). Vedalia 5: 47-49.
21. Chesson J. 1989. The effect of alternative prey on the functional response of *Notonecta hofmanni*. Ecology. 70: 1227-1235.
22. Christophers SR. 1960. *Aëdes aegypti* (L.) the yellow fever mosquito: its life history, bionomics and structure. United Kingdom, Cambridge University Press.
23. Collins FH, Washino RK. 1985. Insect predators. En Chapman HC, ed. Biological control of mosquitoes. Am Mosq Control Assoc Bull. 6: 25-41.
24. Collins P. 1998. Laboratory evaluation of the freshwater prawn,

Macrobrachium borellii, as a predator of mosquito larvae. Aquat Sci. 60: 22-27.
25. Collins PA, Paggi JC. 1998. Feeding ecology of *Macrobrachium borellii* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in the flood valley of the River Paraná, Argentina. Hydrobiologia. 362: 21-30.
26. Collins P. 1999. Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda: Palaemonidae) from an Oxbow Lake of the Paraná River, Argentina. J Crustaean Biol. 19: 485-492.
27. Colton TF. 1987. Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. Ecology. 68: 900-912.
28. Daniels CW. 1901. Reports of the Malaria Commission of the Royal Society, Series. 5: 28-33.
29. Ellis RA, Borden JH. 1970. Predation by *Notonecta undulada* (Heteroptera: Notonectidae) on larvae of the yellow fever mosquito. Ann Entomol Soc Am. 63: 963-973.
30. Esteva L, Rivas G, Yang HM. 2007. Assessing the Effects of Parasitism and Predation by Water Mites on the Mosquitoes. TEMA Tend Mat Apl Comput. 8: 63-72.
31. Ferriz RA, Bentos CA, Gómez SE. 1999. Fecundidad en *Jenynsia lineata* y *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Cyprinodontiformes) de la pampasia Argentina. Acta Biol Venezolana. 19: 33-39.
32. Fischer S, Albarracín MA, Michat M, Burroni N, Marinone MC, Sanchez V, Fontanarrosa MS, Torres P, Perez Loinaze V, Schweigmann N. 2001. Tiempo de desarrollo, supervivencia y predación de *Tropisternus lateralis limbatus* (Coleoptera: Hydrophilidae) en condiciones de laboratorio. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile). p. 107.
33. Fischer S, Alem IS, De Majo MS, Campos RE y Schweigmann N. 2011. Cold season mortality and hatching behavior of *Aedes aegypti* L. (Diptera: Culicidae) eggs in Buenos Aires City, Argentina. J Vector Ecol. 36: 94-99.
34. Fischer S, Pereyra D, Fernández L. 2012. Predation ability and non-consumptive effects of *Notonecta sellata* (Heteroptera: Notonectidae) on immature stages of *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae). J Vector Ecol. 37: 245-251.
35. Fischer S, Zanotti G, Castro A, Quiroga L, Vazquez Vargas D. 2013. Effect of habitat complexity on the predation of *Buenoa fuscipennis* (Heteroptera: Notonectidae) on mosquito immature stages an alternative prey. J Vector Ecol. 38: 215-223.
36. Floore TG. 2007. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 1-329.
37. Focks DA. 2007. *Toxorhynchites* as biocontrol agents. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 118-127.
38. Giménez JO, Fischer S, Zalazar L, Stein M. 2015. Cold season mortality under natural conditions and subsequent hatching response of *Stegomyia* (*Stegomyia*) *aegypti* (Culicidae) eggs in a subtropical city of Argentina. J Med Entomol. 72: 879-885.
39. Giri F, Collins P. 2003. Evaluación de *Palaemonetes argentinus* (Decapoda, Natantia) en el control biológico de larvas de *Culex pipiens* (Diptera, Culicidae) en condiciones de laboratorio. Iheringia, Sér Zool. 93: 237-242.
40. Gratz NS, Legner EF, Meffe GK, Bay EC, Service MW, Swanson C, Cech JJ, Jr., Laird M. 1996. Comments on "Adverse assessments of *Gambusia affinis*". J Am Mosq Control Assoc. 12: 160-166.
41. Hechtel LJ, Juliano SA. 1997. Effects of a predator on prey metamorphosis: plastic responses by prey or selective mortality? Ecology. 78: 838-851.
42. Jenkins DW. 1964. Pathogens, parasites and predators of medically important arthropods. Annotated list and bibliography. Bull World Health Organ. 153 pp.
43. Juliano SA. 2001. Nonlinear curve fitting: Predation and functional response curves. En: Scheiner S. M. y Gurevitch, J, eds. Design and analysis of ecological experiments. Oxford University Press. New York. 178-196.
44. Juliano SA, Gravel ME. 2002. Predation and the evolution of prey behavior: an experiment with tree hole mosquitoes. Behav Ecol. 13: 301-311.
45. Juliano SA. 2007. Population dynamics. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 265-275.
46. Juliano SA. 2009. Species interactions among larval mosquitoes: context dependence across habitat gradients. Ann Rev Entomol. 54: 37-56.
47. Kazana M, Machado-Allison CE, Bulla LA. 1983. Preferencias alimentarias de *Toxorhynchites theobaldi* (Diptera: Culicidae). Acta Cient Venezolana 34: 151-158.
48. Kesavaraju B, Juliano SA. 2004. Differential behavioral responses to water borne cues to predation in two container dwelling mosquitoes. Ann Entomol Soc Am. 97: 194-201.
49. Kitching RL. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. United Kingdom. Cambridge University Press.
50. Laird M. 1947. Some natural enemies of mosquitoes in the vicinity of Palmalmal, New Britain. Trans Roy Soc NZ. 76: 453-476.
51. Lee DK, Bhatkar AP, Vinson SB, Olson JK. 1994. Impact of foraging red imported fire ants (*Solenopsis invicta*) (Hymenoptera: Formicidae) on *Psorophora columbiae* eggs. J Am Mosq Control Assoc. 10: 163-173.
52. Legner EF. 1985. Invertebrate predators other than insects. En Chapman HC, ed. Biological control of mosquitoes. Am Mosq Control Assoc Bull. 6: 46-50.
53. Lewis DJ. 1932. The mosquitoes of Wicken Fen. En: Gardiner JS, ed. The Natural History of Wicken Fen, Parte VI. Cambridge, United Kingdom: Bowes y Bowes.
54. Linley JR. 1988. Laboratory experiments on factors affecting oviposition site selection in *Toxorhynchites amboinensis* (Diptera: Culicidae), with a report on the occurrence of egg cannibalism. Med Vet Entomol. 2: 271-277.
55. Linley JR. 1989. Egg cannibalism in *Toxorhynchites r. rutilus*. J Fla Anti-Mosq Assoc. 60: 21-22.
56. Linley JR, Darting K. 1993. Search behavior associated with egg cannibalism in *Toxorhynchites amboinensis* and *Toxorhynchites rutilus rutilus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 30: 561-570.
57. Linley JR, Duzak D. 1989. Egg cannibalism and carnivory among three species of *Toxorhynchites*. J Am Mosq Control Assoc. 5: 359-362.
58. Lundkvist E, Landin J, Jackson M, Svensson C. 2003. Diving beetles (Dytiscidae) as predators of mosquito larvae (Culicidae) in field experiments and in laboratory tests of prey preference. Bull Entomol Res. 93: 219-226.
59. Marten, GG. 2007. Turtles. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 221-224.
60. Marten GC, Reid JW. 2007. Cyclopoid copepods. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 65-92.
61. Marti GA, Micieli MV, Scorsetti AC, Liljestrhrom G. 2004. Evaluation of *Mesocyclops annulatus* (Copepoda: Culicidae) as a control agent of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 99: 535-540.
62. Marti GA, Azpelicueta MM, Tranchida MC, Pelizza SA, García JJ. 2006. Predation efficiency of indigenous larvivorous fish species on *Culex pipiens* L. larvae (Diptera: Culicidae) in drainage ditches in Argentina. J Vect Ecol. 31: 102-106.
63. Michat M, Fischer S, Burroni N, Torres P, Fontanarrosa S, Marinone MC, Albarracín MA, Perez Loinaze V, Sanchez V, Schweigmann N. 2001. Predación sobre larvas de *Culex apicinus* y tiempos de desarrollo de *Rhantus signatus signatus* (Coleoptera: Dytiscidae) en condiciones de laboratorio. I Reunión Binacional de Ecología (XX Reunión Argentina de Ecología y X Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile). p. 163.
64. Micieli MV, Marti G, García JJ. 2002. Laboratory evaluation of *Mecocyclops annulatus* (Wierzejski, 1892) (Copepoda: Cyclopoidea) as a predator of container-breeding mosquitoes in Argentina. Mem Inst Oswaldo Cruz. 97: 835-838.
65. Mogi M. 2007. Insects and other invertebrate predators. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 93-109.
66. Mullen GR. 1975. Acarine Parasites of Mosquitoes: I. A critical review of all known records of mosquitoes parasitized by mites. J Med Entomol. 2: 27-36.
67. Muzón J, Weigel Muñoz S, Campos, RE. 2009. Description of the bromeliad-dwelling final instar larva of *Leptagrion andromache* Hagen *in* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae). Zootaxa. 2089: 65-68.
68. Muzón J, Muñoz WS, Campos RE. 2010. The larva of *Mecistogaster amalia* (Odonata: Pseudostigmatidae). Int J Odonatology. 13: 137-144.
69. Peckarsky BL. 1984. Predator prey interactions among aquatic insects. En: Resh V. H. y D. M. Rosenberg, eds. The ecology of aquatic insects. Praeger. New York. 196-254.
70. Perez-Serna SM, Quiroz-Martinez H, Ornelas-Nava N, Badii MH, Suarez MF, Rodríguez Tovar ML. 1996. Selectividad de presas de tres depredadores acuáticos de larvas de mosquitos. Southwest Entomol. 21: 471-475.
71. Quintans F, Scasso F, Loureiro M, Yafe A. 2009. Diet of *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) and *Jenynsia multidentata* (Anablepidae) in an hypertrophic shallow lake in Uruguay. Iheringia Sér Zool. 99: 99-105.
72. Quintans F, Scasso F, Defeo O. 2010. Unsuitability of *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) for mosquito control in Uruguay: evidence from food-preference experiments. J Vect Ecol. 35: 333-338.
73. Quiroz-Martínez H. y Rodríguez-Castro A. 2007. Aquatic insects as predators of mosquito larvae. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 110-117.
74. Reiskind MH, Wund MA. 2009. Experimental assessment of the impacts of northern long eared bats on ovipositing *Culex* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. J Med Entomol. 46: 1037-44.
75. Riviére F, Thirel R. 1981. La predation du copépode *Mesocyclops leuckarti pilosa* (Crustacea) sur les larves de *Aedes (Stegomyia) aegypti* et *Ae. (St.) polynesiensis* (Dip.: Culicidae): essais préliminaires d'utilisation comme agent de lute biologique. Entomophaga. 26: 427-

439.
76. Rupp HR. 1996. Adverse assessments of *Gambusia affinis*: An alternative view for mosquito control practitioners. J Am Mosq Control Assoc. 12: 155-166.
77. Russell BM, Kay BH, Shipton W. 2001.Survival of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) eggs in surface and subterranean breeding sites during the northern Queensland dry season. J Med Entomol. 38: 441-445.
78. Samanidou-Voyadjoglou A, Roussis V, Petrakis PV. 2007. Biological control of mosquito populations: An applied aspect of pest control by means of natural enemies. En: Elewa AMT, ed. Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon. Springer. Berlin. 123-149.
79. Schreiber, ET. 2007. *Toxorhynchites*. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 129-132.
80. Shaalan EA, Canyon DV, Muller R, Younes MWF, Abdel-Wahab H, Mansour A. 2007. A mosquito predator survey in Townsville, Australia, and an assessment of *Diplonychus* sp. and *Anisops* sp. predatorial capacity against *Culex annulirostris* mosquito immatures. J Vector Ecol. 32: 16-21.
81. Sih A. 1986. Antipredator responses and the perception of danger by mosquito larvae. Ecology. 67: 434-441.
82. Swanson C, Cech JJ Jr., Piedrahita RH. 1996. Mosquitofish: biology, culture, and use in mosquito control. Mosq Vect Control Assoc California, Elk Grove and Univ California, Davis.
83. Takagi M, Sugiyama A, Maruyama K. 1996. Survival of newly emerged *Culex tritaeniorhynchus* (Diptera: Culicidae) adults in field cages with and without predators. J Med Entomol. 33: 698-701.
84.T ranchida MC, Maciá A, Brusa F, Micieli MV, García JJ. 2009a. Predation potential of three flatworm species (Platyhelminthes: Turbellaria) on mosquitoes (Diptera: Culicidae). Biol Control. 49: 270-276.
85. Tranchida MC, Micieli MV, Maciá A, García JJ. 2009b. Native argentinean cyclopoids (Crustacea: Copepoda) as predators of *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. Rev Biol Trop. 57: 1059-1068.
86. Tranchida MC, Pelizza SA, Bisaro V, Beltrán C, García JJ, Micieli MV. 2010. Use of the neotropical fish *Cnesterodon decemmaculatus* for long-term control of *Culex pipiens* L. in Argentina. Biol Control. 53: 183-187.
87. Tranchida MC, Pelizza SA, Micieli MV, Maciá A. 2014. Consequences of the introduction of the planarian *Girardia anceps* (Tricladida: Dugesiidae) in artificial containers with larvae of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Culex pipiens* (Diptera: Culicidae) from Argentina. Biol Control. 71: 49-55.
88. Yuval B, Bouskila A. 1993. Temporal dynamics of mating and predation in mosquito swarms. Oecologia. 95: 65-69.
89. Walton WE. 2007. Larvivorous fish including *Gambusia*. En: Floore TG, ed. Biorational Control of Mosquitoes Bull. 7. J Am Mosq Control Assoc. 23: 184-220.

Modificadores del comportamiento aplicados al control de mosquitos

Paula V. **Gonzalez**
Agustín **Alvarez Costa**
Laura V. **Harburguer**
Héctor M. **Masuh**

Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (CONICET-CITEDEF). Villa Martelli, Buenos Aires.

pgonzalez@citedef.gob.ar
agustinalvarezcosta@gmail.com
lharburguer@citedef.gob.ar
hmasuh@gmail.com

Si bien las estrategias de control químico constituyen pilares fundamentales de cualquier programa de control de vectores, son indudablemente débiles en varios aspectos. Por un lado, requieren el empleo de sustancias de distinto grado de toxicidad para especies no blanco, ya sean otros insectos que no son objeto de control, hasta organismos acuáticos, mamíferos y por supuesto el hombre, con un elevado grado de exposición. Además, como se requiere la aplicación de sustancias plaguicidas en toda el área a tratar, el impacto al medio ambiente es inevitable. Pueden por supuesto minimizarse los daños: aplicación de productos de baja residualidad, biodegradables, de muy baja toxicidad, sustancias que actúen en mecanismos metabólicos específicos de insectos, ausentes en otros organismos, minimización exhaustiva de la dosis de aplicación, etc. Pero aun así, esta estrategia presupone esparcir sustancias plaguicidas en todo el área de influencia de la plaga. ¿Sería posible un cambio de paradigma? ¿Pensar solamente en actuar con un plaguicida en un área confinada, por ejemplo una trampa, donde sean atraídos solamente insectos de una especie, y no de otra? Sería posible de esta manera modificar la conducta de los insectos, inhibiendo la cópula, creando confusión en los procesos de agregación, atraerlos a trampas letales, modificar su conducta de ovipostura? Estos son algunos de los interrogantes que trataremos de desarrollar en este capítulo.

Comunicación química en insectos

A lo largo de la evolución los insectos y otros animales desarrollaron mecanismos de comunicación química característicos, utilizados para la transferencia de información entre individuos de la misma especie. Para esto es imprescindible un flujo de información que involucre la interacción entre una fuente (el emisor) y un receptor, mediando entre ambos un canal de transmisión (Dusenbery, 1992). Hablamos entonces de comunicación química, cuando la transmisión de información se realiza mediante la emisión de compuestos químicos desde la fuente hacia el receptor, a través del canal químico de comunicación.

Los estímulos químicos son considerados una de las principales señales que utilizan los insectos para llevar a cabo actividades cruciales para la supervivencia, como la búsqueda de alimento, de apareamiento o de sitios de oviposición, entre otros. Las señales químicas participan en la mediación de procesos fisiológicos y comportamentales y se clasifican según la funcionalidad y el beneficio conferido durante la transferencia de información. Dicke y Sabelis (1988) definen un semioquímico o infoquímico como una sustancia química que transporta información de un organismo a otro de la misma o de diferente especie agrupándolos en: feromonas y aleloquímicos.

Claves Químicas

Las feromonas son señales químicas que median interacciones entre individuos de la misma especie, donde el receptor, el emisor o ambos son beneficiados (Dusenbery, 1992). Dentro de esta categoría existe una gran diversidad de sustancias que de acuerdo a su función pueden distinguirse en feromonas sexuales (median la atracción entre machos y hembras) (Karlson y Butenandt, 1959), de agregación (promueven el acercamiento entre individuos), de alarma (generan un estado de alerta frente a alguna forma de peligro), de marcado de sendero (demarcan el camino hasta una fuente de alimento), de oviposición (intervienen en la selección de los sitios de ovipostura) (Hubbard *et al*., 1987). Por otra parte, los aleloquímicos median interacciones entre individuos de especies diferentes o interespecíficas

que pueden resultar más o menos favorables para el emisor o para el receptor (e.g, kairomonas, alomonas, sinomonas). De acuerdo a Nordlund y Lewis (1976) se define:

Kairomona: Sustancia, producida, adquirida o liberada como resultado de actividades de un organismo que cuando es detectada por un individuo de otra especie en un contexto natural, genera en el receptor una reacción fisiológica o comportamental adaptativamente favorable al receptor pero no al emisor.

Alomona: Sustancia, producida o adquirida por un organismo que cuando es detectada por individuos de otras especies en un contexto natural, genera en el receptor una reacción fisiológica o comportamental adaptativamente favorable al emisor pero no al receptor.

Sinomona: Sustancia producida o adquirida por un organismo que cuando es detectada por un individuo de otra especie en un contexto natural, genera en el receptor una reacción fisiológica o comportamental adaptativamente favorable a ambos, al emisor y al receptor.

Se requiere, entonces, de un profundo conocimiento de la actividad biológica de las especies y del contexto comportamental para alcanzar una correcta consideración de la funcionalidad y del valor adaptativo de un aleloquímico.

Nuevos semioquímicos son desarrollados con el fin de controlar la comunicación química de insectos plagas. Las paraferomonas son compuestos químicos de origen antropogénico, estructuralmente relacionados con algunos componentes de feromonas naturales que de alguna manera afectan comportamentalmente a los insectos. Las modificaciones más comunes de la estructura de feromonas son modificaciones de cadena y/o en el grupo polar, sustituciones isostéricas, halogenación o la introducción de los átomos marcados. Las paraferomonas han demostrado una gran variedad de efectos. Aquellos análogos de feromonas se han utilizado en estudios cuantitativos relacionados con la estructura-actividad del olfato de insectos, y desde un punto de vista práctico, pueden sustituir las feromonas cuando éstas son costosas o inestables en condiciones de campo.

Quimiorrecepción en insectos

Los insectos dependen sustancialmente del olfato para desempeñar sus actividades comportamentales. Los olores son utilizados para la localización de las presas u hospedadores y también de defensa, la selección de plantas o lugares para oviponer, en la búsqueda de un compañero sexual, en los procesos de cortejo y apareamiento o en la organización de las actividades sociales (Birch y Haynes, 1982). Los insectos, al igual que la mayoría de los animales, adquieren información del medio que los rodea a través de sus órganos sensoriales.

El órgano olfatorio de los insectos está formado por un par de apéndices en la cabeza, las antenas, compuestas por una matriz de estructuras de cabellos inervados, denominados *sensilla*. La antena es el órgano sensorial más importante, teniendo no sólo *sensilla* del olfato, sino también las del gusto, mecano- higro- y termorreceptoras y, algunas veces, sensores de CO_2. Para muchos insectos, el sentido olfatorio, y por lo tanto las antenas, son de suma importancia no sólo en la búsqueda de alimentos para sí mismos o sus descendientes, sino también para la comunicación intraespecífica (Hansson, 1999).

Axones derivados de las *sensillas* se agrupan en paquetes que finalmente, se reúnen en los nervios antenales. Usualmente, se forman dos nervios por antena. Estos nervios se fusionan en la base de la antena antes de entrar al deuterocerebro del insecto. El deuterocerebro es la segunda región del cerebro que recibe los impulsos, contiene centros de asociación y gobierna el movimiento de las antenas (Hansson, 1999).

Las *sensillas* olfatorias comprenden componentes celulares y cuticulares. La unidad sensorial más pequeña del olfato en los insectos es el *sensillum*, un complejo bien definido de neuronas receptoras olfatorias (NRO), células auxiliares y elementos cuticulares. Un *sensillum* olfatorio (Fig. 1) consiste de una a varias NROs bipolares rodeadas por un arreglo conjunto concéntrico de células auxiliares, la estructura cuticular, subcuticular y elementos gliales. Mientras que el número de neuronas depende del tipo de *sensillum* y de la posición sistemática de su poseedor, el número de células auxiliares es más o menos constante. Las células accesorias pueden dividirse en tres tipos: tecógenas, tricógenas y tormógenas.

La función de las neuronas sensoriales no cambia a lo largo de su vida útil. Sin embargo, las células auxiliares cumplen dos funciones completamente diferentes: en primer lugar dan lugar a la formación de la estructura cuticular durante la fase de desarrollo y, en segundo lugar, proveen de un ambiente químico correcto a las células olfatorias durante la fase funcional del *sensillum*, regulando la composición de la linfa receptora.

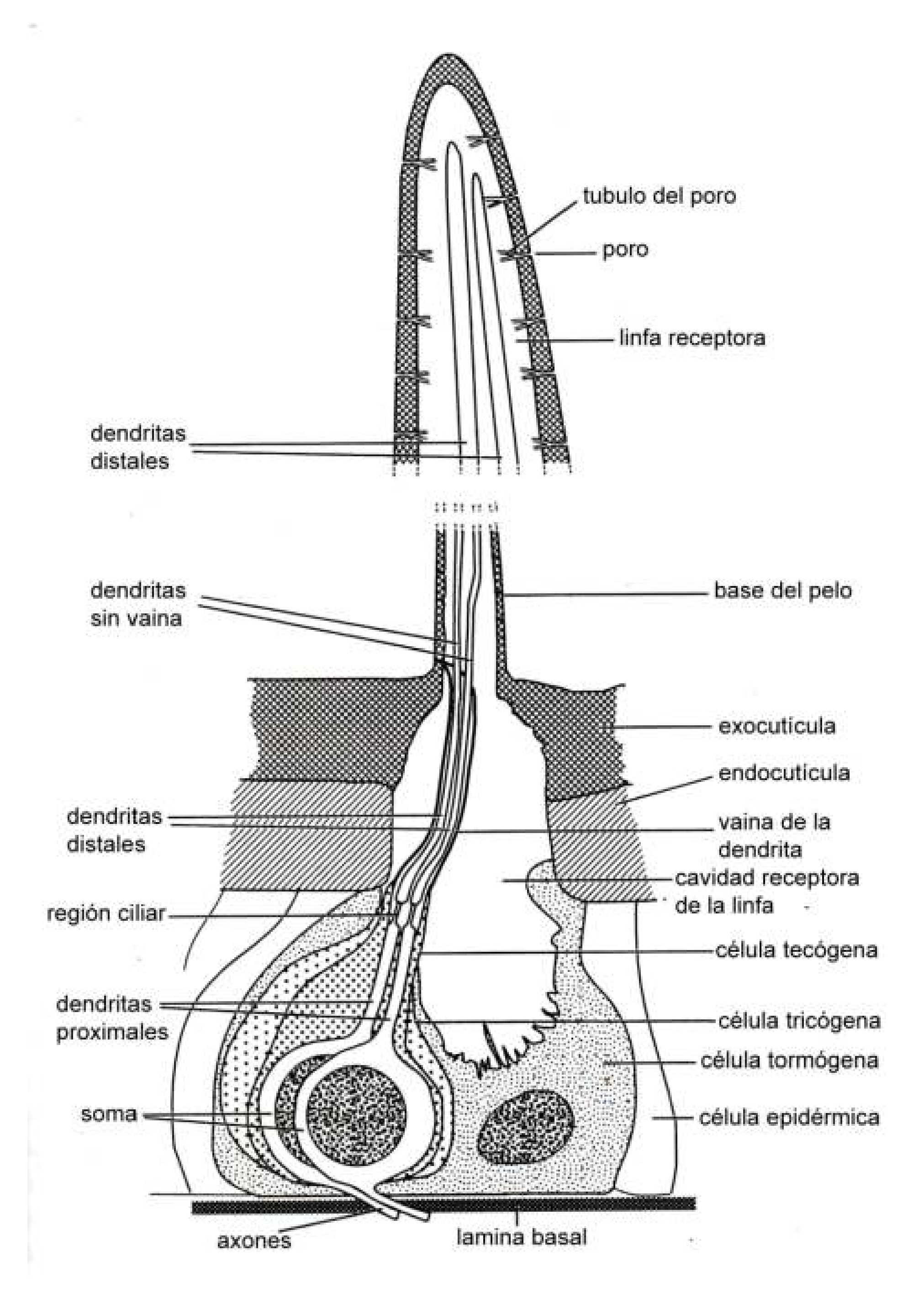


Figura 1. *Sensillum* olfatorio. Estructura básica de un receptor olfatorio con poros y terminaciones dendríticas nerviosas en el pelo cuticular (Chapman, 1998).

La cutícula de los receptores olfatorios se caracteriza por la presencia de numerosos poros pequeños que permiten la entrada de productos químicos. Los poros pueden variar en diámetro de 10 a 25 nm así como su densidad, dependiendo del insecto (Chapman, 1998).

Un primer proceso involucra la captura y el transporte de moléculas odorantes a la membrana de la dendrita: esto es conocido como evento perireceptor (Fig. 2). En segundo lugar ocurre la transducción, es decir, la conversión del producto químico a energía eléctrica.

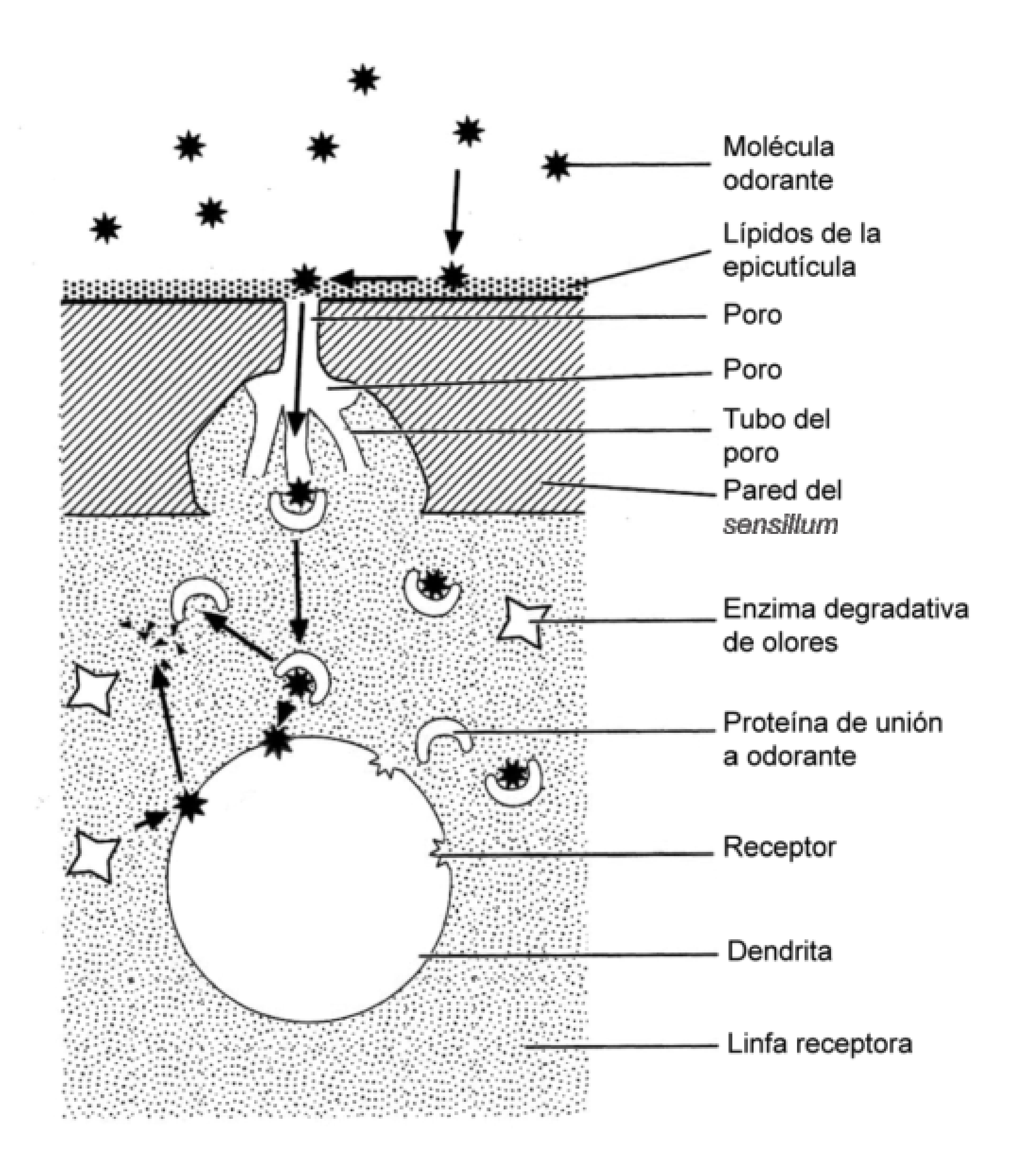


Figura 2. Representación esquemática del posible evento perireceptor que ocurre durante el proceso olfativo. La molécula odorante es capturada en la superficie del *sensillum*; esta molécula difunde hacia el poro y entra en el *sensillum* a través del poro tubular; interacciona con una proteína de unión a odorante y es transportada al receptor en la membrana de la dendrita. Allí se inicia el proceso de transducción, donde finalmente la molécula odorante es destruida mediante un proceso enzimático (ver texto) (Vogt, 1995; Chapman, 1998).

La mayoría de las moléculas odorantes son hasta cierto punto lipofílicas, por lo tanto pueden disolverse en los lípidos epicuticulares que forman el revestimiento exterior del *sensillum*, pero no se disuelven fácilmente en los fluidos corporales del insecto. Una consecuencia de esto es que la superficie exterior de todo el *sensillum* está involucrada en la captura de las moléculas odorantes, sin necesidad de que las moléculas alcancen los poros directamente (Kanaujia y Kaissling, 1985). Por lo tanto, las moléculas deben estar solubilizadas para poder llegar a la membrana dendrítica. Esto se logra mediante la combinación con proteínas específicas solubles en agua, llamadas proteínas de unión a odorante (OBP, *odor-binding proteins*). Se cree que se unen de manera no específica con muchos tipos de moléculas odorantes (Steinbrecht y Ziegelberger, 1995). Estas proteínas pueden estar en alta concentración en la linfa receptora. Solubilizadas, las moléculas odorantes son llevadas a la membrana de las dendritas donde se supone, son liberadas de las OBP y se asocian con el receptor.

La transducción ocurre en la membrana de la dendrita. Las moléculas de proteína se unen en la superficie externa de la membrana celular con las moléculas odorantes. Estas moléculas receptoras se suponen relativamente específicas para el tipo de molécula de olor con la que se unen. Estudios sobre

el sistema olfativo en animales sugieren que existirían familias de moléculas del organismo receptor que discriminan entre una amplia gama de compuestos odorantes. Un pequeño número de proteínas receptoras han sido identificadas en insectos (Vogt *et al*., 1990; Vogt, 1995).

El receptor - actuando a través de un sistema de segundo mensajero que probablemente implica inositol trifosfato - captura una molécula de olor produciendo la despolarización de la membrana celular, generando el denominado potencial de receptor, que se propaga por vía electrónica si es de magnitud suficiente. Sin embargo, algunos odorantes producen una hiperpolarización de la membrana celular, y pueden actuar a través de un sistema de participación de un diferente segundo mensajero el AMPc (Chapman, 1998).

Las neuronas olfatorias exhiben, en general, un nivel basal de actividad espontánea produciendo potenciales de acción aun en ausencia de cualquier estímulo. Por consiguiente, una molécula odorante puede aumentar el nivel de actividad, reducirlo o no tener ningún efecto.

La respuesta a un compuesto que aumenta la frecuencia de descarga puede continuar durante un breve período después de la eliminación del estímulo. La magnitud de la respuesta aumenta con la concentración del estímulo hasta alcanzar la saturación del receptor (Vogt *et al*., 1990; Vogt, 1995).

Estudio de la respuesta de la antena

Electrofisiología

La electrofisiología se define como el estudio de las señales eléctricas que se encuentran en los sistemas biológicos. Esta ciencia se divide en dos tipos: intracelular, cuando el registro se realiza en el interior de la célula y extracelular, cuando éste se lleva a cabo fuera de la célula, es decir, el electrodo de registro no llega a penetrar en ella, por lo que la señal obtenida será de menor intensidad.

Electroantenografía: Generalidades

La electroantenografía (EAG) es una técnica ampliamente utilizada en entomología experimental para la detección de volátiles percibidos por el aparato olfatorio de la antena de los insectos (Schneider, 1969; Wadhams, 1992; Gullan y Cranston, 2000). El método fue desarrollado en 1957 por Schneider, quien registró pequeñas fluctuaciones de voltaje entre el extremo y la base de la antena de un insecto durante la estimulación con feromonas.

La técnica de EAG es de gran utilidad para el estudio de moléculas odoríferas, registrando y cuantificando la respuesta bioeléctrica de la antena de un insecto frente a un estímulo de tipo químico, es decir, la sumatoria de los potenciales de recepción producidos por la despolarización de las células olfativas de la parte de la antena estimulada (Nagai, 1981; Roelofs, 1984; Park y Cork, 1999). También puede ser utilizada para diversos propósitos tales como *screening* de compuestos biológicamente activos, purificación de extractos, identificación de fracciones, selección de compuestos activos sintéticos y como detector en cromatografía de gases.

Aunque el mecanismo preciso subyacente a la generación de la señal registrada por EAG no es bien conocido, se asume en general que la medición de fluctuaciones de voltaje es causada por la despolarización de gran cantidad de neuronas olfatorias en la antena del insecto. Al recibir un estímulo químico activo, los receptores olfativos presentes en las dendritas de las neuronas sensoriales desencadenan un proceso de intercambio iónico que culmina con la generación de potenciales de acción, quienes transmiten la señal olfativa a los glomérulos antenales, localizados en los lóbulos antenales del deuterocerebro. La amplitud de la respuesta obtenida en el electroantenograma es proporcional a la concentración del estímulo aplicado, siendo mayor cuanto más elevada sea la concentración, hasta alcanzar el nivel de saturación de los receptores de la antena. La técnica de EAG permite medir el cambio de potencial bioeléctrico global de la antena debido a la adición de los citados potenciales de acción (Syntech, 2004).

La señal electroantenográfica

La señal registrada por la EAG es una deflexión de voltaje que se genera entre la base y el extremo de la antena de un insecto cuando se expone a un estímulo adecuado. Para obtener el registro se cortan ambos extremos de la antena y se conectan a dos electrodos, uno de registro y otro de referencia, adosados a un amplificador de alta impedancia que permite detectar diferencias de potencial que normalmente varían entre 0,1 y 10 mV.

Cada receptor olfatorio celular puede ser considerado eléctricamente como una combinación de resistencia (R), una fuente de voltaje (V) y una capacitancia (C). La antena contiene un gran número de células olfatorias que forman una matriz de volta-

jes y resistencias, que en la práctica pueden ser considerados como un circuito con una única fuente de voltaje, una resistencia variable y una capacitancia. La fuente de voltaje antenal es más bien baja y la resistencia de la antena es alta, en el orden de varios megaOhms (1 MΩ=10^{6} Ω). Esta resistencia generalmente aumenta cuando la antena se seca durante el experimento. Generalmente, el extremo de la antena se vuelve negativo con respecto a la base. La amplitud de la fluctuación del voltaje puede variar de unos microvoltios (1 μV=10^{-6} V) a varios milivoltios (1 mV=10^{-3}V).

Para determinadas especies de insectos y dependiendo de su sexo, la respuesta de la antena puede ser dependiente de muchos factores:

a. La naturaleza del estímulo.
b. La fuerza (concentración) del estímulo.
c. La condición de la antena.
d. El tiempo de vida de la preparación.
e. El número y la fuerza de estimulaciones previas.
f. La calidad de la entrada del amplificador.

Además, la respuesta es hasta cierto punto dependiente de la temperatura, la humedad, e incluso el estatus fisiológico del insecto.

Cromatografía gaseosa acoplada a detección electroantenográfica (GC-EAD)

La cromatografía de gases de alta resolución (GC) es una poderosa técnica para la separación de pequeñas cantidades de componentes individuales en mezclas complejas. No obstante, los detectores físico-químicos utilizados para el seguimiento de la elución de las fracciones no son selectivos a componentes específicos con actividad biológica.

Sin embargo, un aparato de detección altamente selectivo y sensible está presente en los insectos: las antenas. Este sistema sensorial se utiliza como detector en bioensayos de electroantenografía. Combinando el poder de separación de la GC con la sensibilidad y especificidad de la técnica de EAG (Moorhouse *et al*., 1969; Struble y Arn, 1984; Cork *et al*., 1990; Wadhams, 1990), pueden utilizarse plenamente las capacidades analíticas de estas dos técnicas. La ventaja de este sistema de detección radica en la rápida localización de los compuestos que estimulan a las *sensillas* olfativas de un insecto, descartando de esta forma aquellos compuestos que no generan actividad biológica.

Un compuesto que provoque actividad en la antena no tiene necesariamente que influir en el comportamiento del insecto, aunque la observación de una elevada intensidad de respuesta frente a un compuesto aumenta considerablemente esa posibilidad. Esta técnica permite de esta manera dar una cierta prioridad a los compuestos a utilizar posteriormente en un ensayo comportamental.

La técnica de cromatografía gaseosa acoplada a detección electroantenográfica (GC-EAD) consiste en instalar una derivación a la salida de la columna de un cromatógrafo de gases que separe una parte de la muestra inyectada hacia el detector cromatógráfico, usualmente un detector de ionización de llama (FID), y la parte restante al preparado con la antena del insecto. El GC permite la separación y determinación de la abundancia relativa de los compuestos hallados en una muestra, que acorde a su volatilidad, quedan retenidos en la columna en forma diferencial y salen a un tiempo de retención determinado constante según las condiciones utilizadas. Por su parte, el detector electroantenográfico permite conocer simultáneamente cuáles de estos compuestos estimulan la antena. La separación del efluente se realiza al final de la columna, donde parte se dirige al detector y parte va a parar a un dispositivo conectado a una corriente de aire húmedo continuo que llega a la antena del insecto. El cambio de potencial que allí ocurre como consecuencia de la actividad de los diferentes compuestos se amplifica y la señal se procesa en una computadora. Con ayuda de un programa *ad hoc* se obtiene un registro de ambas señales en forma simultánea. La observación de cambios de potencial de ambas partes de manera sincrónica, se traduce en la sensibilidad olfativa de un insecto frente a un compuesto con un tiempo de retención determinado.

Un registro electroantenográfico típico superpuesto a la salida del detector FID, se observa en la Fig. 3. De esta manera se puede medir en forma independiente la actividad sobre la antena de los diferentes componentes de una muestra multicomponente y, especialmente, sugerir nuevas moléculas activas para ser evaluadas en estudios de comportamiento.

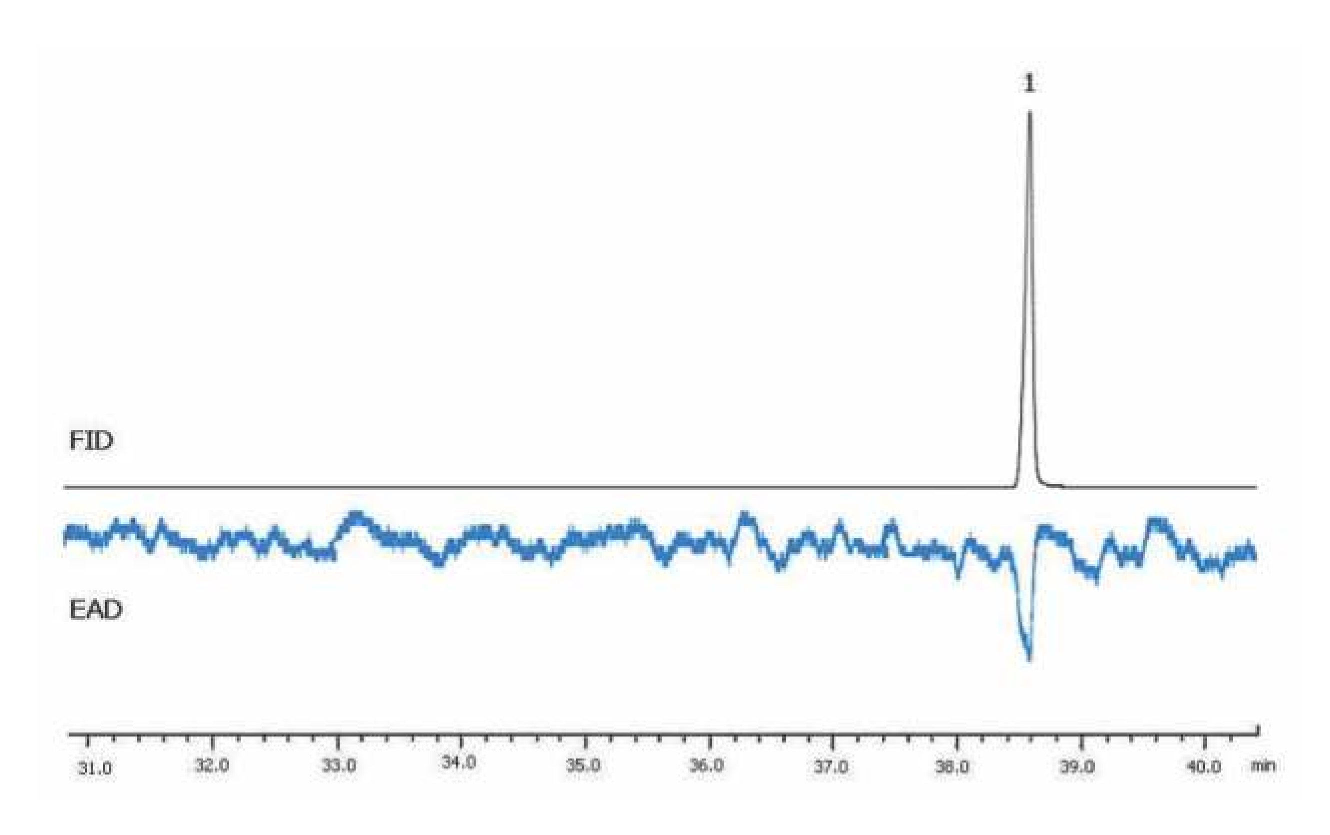


Figura 3. Registro GC-EAD en *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti*. Se observa la señal de EAD (respuesta de la antena) y señal del detector FID (detector de ionización de llama) del cromatógrafo gaseoso. La amplitud de señal electroantenográfica registrada a *n*- heneicosano 1 mg/ml fue de 200 µV. Volumen de inyección en la columna: 2 µl. 1: *n*- heneicosano (Gonzalez *et al*., 2014).

Comunicación química por contacto entre insectos

Los lípidos cuticulares tienen un importante papel en la comunicación química ya que participan en el comportamiento de agregación y de atracción sexual como feromonas de contacto.

Los hidrocarburos cuticulares (HCs) han sido descriptos como semioquímicos en el reconocimiento sexual y la reproducción (Howard y Bloquist, 1982; 2005; Dietemann *et al*., 2003; Howard *et al*., 2003). El reconocimiento de especies y castas, el marcado de territorio, el reclutamiento, las feromonas de alarma, como kairomonas, también son parte de muchas de las funciones que cumplen los hidrocarburos cuticulares (Howard y Blomquist, 1982; 2005; Greene y Gordon 2003).

Los HCs proporcionan una barrera contra la deshidratación e incluyen una variedad de compuestos relacionados con la comunicación (Blomquist *et al*., 1987; Montooth y Gibbs, 2003). Los patrones de composición de HCs se han utilizado para identificar y separar taxones de insectos estrechamente relacionados, incluyendo las especies dentro del complejo *Anopheles gambiae* Giles y entre cepas de *Anopheles stephensi* Liston (Anyanwu *et al*., 1993) y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus* (Kruger y Pappas, 1993).

Las señales de contacto, como los hidrocarburos cuticulares, son procesadas por quimiorreceptores de contacto que poseen los insectos en todo su cuerpo, aunque en mayor proporción en los tarsos, piezas bucales (Chapman, 1998) y antenas. Los quimiorreceptores de contacto poseen un único poro en o cerca del extremo del *sensillum* que pueden ser estimuladas en el aire a corta distancia, aunque son generalmente estimulados por sustancias químicas en solución acuosa o distribuidas sobre superficies sólidas (Chapman, 1998).

La mezcla compleja de hidrocarburos cuticulares de muchas especies de insectos provee información significativa para su empleo en la comunicación química. La quimiorrecepción de contacto ha sido relacionada con el comportamiento de control de la alimentación, control de la oviposición, comportamiento gregario, búsqueda de alimento, comportamiento de agregación y sexual, entre otros.

Comportamiento de búsqueda de hospedador

La alimentación sanguínea es el evento epidemiológico más importante de las interacciones entre humanos y mosquitos (MacDonald, 1956; Beier, 1998). El comportamiento de búsqueda del hospedador involucra estímulos químicos, físicos y visuales. Los estímulos químicos son constituyentes del olor humano, que son componentes de aliento, volátiles del sudor y contaminantes urinarios de la superficie del cuerpo.

El comportamiento de búsqueda del hospedador sigue una serie de pasos una vez que el mosquito detecta una clave química hasta la penetración de la probóscide. El primero es la activación, cuando el mosquito detecta una clave química cambia su comportamiento de vuelo o reposo para empezar el de búsqueda del hospedador. El segundo es la orientación a larga distancia, en la que se produce la orientación a través de la pluma de olor. El tercero es el descanso previo al ataque, las hembras de algunas especies se acercan al hospedador y descansan en su proximidad antes de realizar la aproximación final. El último paso se divide a su vez es varias etapas: aproximación a corta distancia, el aterrizaje en la superficie del cuerpo, la exploración de la superficie del cuerpo y, para finalizar, la penetración de la probóscide. En estas etapas empiezan a cobrar importancia otras claves, además de las químicas, como las visuales y las físicas (Clements, 1999).

Repelencia

El término "Repelente" deriva del latín *repellere* que significa alejar. Dethier (1948) define repelente como "estímulo que elicita una acción de evasión" o "sustancia que hace que un insecto realice movimientos orientados que lo alejan de la fuente que la emite" (Dethier, 1960).

En el campo de la entomología médica, es común observar en algunas publicaciones términos tales como irritante (*irritancy*) o excito-repelencia (*excito-repellency*) (Miller, 2009) para referirse a la actividad hiperlocomotora que se observa en insectos expuestos a insecticidas. Grieco *et al.* (2007) introdujo dos nuevos términos: irritante por contacto (*contact irritant*) y repelente espacial (*spatial repellent*) para referirse a aquellos compuestos químicos que hacen que un insecto se aleje de la fuente de estímulo, mediante el tacto o el olor respectivamente.

El interés por el desarrollo de repelentes para evitar enfermedades trasmitidas por insectos fue inicialmente desarrollado en el área militar. En India se utilizaban repelentes a base de Citronella, alcanfor y parafina pero tenían la desventaja de una duración limitada. El Departamento de Agricultura de Estados Unidos (USDA) durante 1942 a 1945 se interesó por el desarrollo de métodos repelentes o insecticidas para controlar unos ácaros, las niguas. Unos de los primeros productos desarrollados fueron el dimetilftalato (DMP) en 1929, indalona en 1937 y 2-etil-1,3-hexanodiol en 1939. En Estados Unidos se popularizó un repelente que contenía estos tres compuestos, pero fueron retirados del mercado en 1991 debido a estudios que advertían sobre la toxicidad del etilhexanodiol (Moore *et al.*, 2006).

La aparición de la DEET (N,N-dietil-3-metilbenzamida o N,N-dietil-m-toluamida) es sin dudas uno de los principales descubrimientos en el campo de la protección contra insectos. Hoy en día se mantiene en el podio como principal y más efectivo repelente, aun después de 60 años desde su descubrimiento en el año 1953 (Moore *et al.*, 2006).

La DEET es un repelente de amplio espectro, altamente efectivo contra mosquitos de diferentes especies: *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*, vectores del dengue y fiebre amarilla; *Culex* sp., *Mansonia* sp., etc. Además es repelente contra especies del género *Anopheles*, transmisores de la malaria: *An. gambiae*, *An. arabiensis* Patton, *An. dirus* Peyton y Harrison, *An. minimus* Theobald y *An. darlingi* Root, éste último vector que habita en Sudamérica. Además es activo contra otras especies de artrópodos como simúlidos, moscas chinches de cama, pulgas, ácaros, etc. (Moore, 2006).

A pesar de su gran efectividad, hoy en día los científicos apuntan a repelentes alternativos a la DEET, dado que se han informado datos que hacen dudar de su seguridad toxicológica. Se ha responsabilizado a la DEET de producir encefalopatías en niños y neurotoxicidad; sin embargo, estos sucesos son escasos y en general estaban ligados a un excesivo o mal uso de la DEET (Snyder *et al.*, 1986; Osimitz y Murphy, 1997; Abdel-Rahman *et al.*, 2001; Briassoulis *et al.*, 2001). Dentro de los repelentes de síntesis alternativos se encuentran los siguientes compuestos:

1) DEPA: N,N-dietil fenil acetamida: Desarrollado en la misma época que la DEET, tiene propiedades similares en cuanto a la absorción dérmica y excreción, pero se ha reportado toxicidad dérmica en ratas. Es más económico que DEET ya que es uno de los precursores de su síntesis y podría ser una herramienta para el control de enfermedades

transmitidas por vectores en países en vías de desarrollo (Moore *et al.*, 2006).
2) IR3535: Etil éster del ácido 3-(N-acetil-N-butil) aminopropiónico: Desarrollado en 1975 por la empresa Merck®, se encuentra en el mercado Europeo desde su creación. Es de baja toxicidad pero suele ser irritante para ojos y piel. En Estados Unidos está disponible desde 1999 y se lo considera como bioplaguicida ya que es un derivado de un aminoácido. En general todas las publicaciones referidas a este compuesto lo consideran con una actividad repelente similar al DEET, aunque en algunos casos la duración de su actividad ha sido menor. Se ha demostrado que el IR3535 tiene eficacia similar al DEET contra *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, *Culex quinquefasciatus* y *Culex taeniorhynchus* Giles entre otros, pero no contra *An. dirus*. La Organización Mundial para la Salud (OMS) ha declarado al IR3535 como un compuesto seguro y efectivo para el uso en humanos.
3) Piperidinas: Estos compuestos son aminas cíclicas que se encuentran presentes en la pimienta (*Piper* sp.). Durante 1970 se probaron alrededor de 600 compuestos sintéticos derivados de la piperidina.

i) KBR 3023 o Picaridina: Desarrollado por Bayer en 1980, es comúnmente conocido como Bayrepel®. Es de muy baja toxicidad y no produce irritación en ojos y tampoco en piel. Tiene buena eficacia, por ejemplo contra *An. gambiae*, *Anopheles funestus*, *Ae. aegypti*, *Ae. albopictus*, *Cx. quinquefasciatus*, entre otros.

ii) AI3-35765 / AI3-37220: Fueron sintetizados por la USDA en el año 1978 y no están disponibles comercialmente. Tienen una actividad repelente comparable a DEET contra *Anopheles albimanus* Wiedemann, *Anopheles freeborni* Aitken, *An. gambiae*, *An. stephensi*, *Cx. quinquefasciatus*, *Culex pipiens*, entre otros.

iii) SS220: Es un compuesto ópticamente puro derivado de AI3-37220 siendo el isómero más activo de los cuatro que conforman al AI3-37220. Su actividad repelente es similar a la DEET contra los mosquitos *Ae. aegypti*, *An. stephensi.* Sin embargo, es menos activo contra *An. albimanus*. Presenta baja toxicidad, es poco irritante y de agradable aroma lo que favorecería su aceptación. La principal desventaja es su costo de producción ya que se trata de un único enantiómero.

Compuestos derivados de plantas

Los compuestos presentes en las plantas pueden ser usados como atractantes o repelentes de mosquitos; como atractantes debido a que los nectarios de las plantas son fuente de alimento para los mosquitos o como repelentes, como es el caso de varios aceites esenciales. Por ejemplo, se han realizado estudios en los que *Ae. aegypti* es atraído por los volátiles de las flores de *Lobularia maritima* (L.) (Brassicaceae), y principalmente por uno de sus componentes, la acetofenona (von Oppen *et al.*, 2015). Por otro lado, los aceites esenciales de muchas especies de plantas presentan actividad repelente para *Ae. aegypti* (Gillij *et al.*, 2008). En particular, el aceite esencial de *Eucalyptus nitens* Deane y Maiden mostró ser un repelente efectivo tanto para *Ae. aegypti* como para *Ae. albopictus* (Alvarez Costa *et al.*, 2017).

Comportamiento de oviposición

La oviposición es uno de los eventos más importantes en el ciclo de vida de los mosquitos, y la decisión de dónde poner sus huevos es importante en especies en las que los estados inmaduros son incapaces de pasar a un hábitat apropiado si las condiciones se vuelven adversas (Onyabe y Roitberg, 1997; Spencer *et al.*, 2002).

Se requiere la integración de estímulos internos y externos: para especies de mosquitos anautógenos, la ingesta de sangre y la posterior maduración de los huevos suprime el comportamiento de búsqueda del huésped y estimula el comportamiento de preoviposición como es la elección del sitio de puesta de huevos. La localización de sitios adecuados para la oviposición requiere un conjunto de señales visuales, táctiles y olfativas (químicas) que interactúan con la hembra antes de que deposite sus huevos.

Atractantes y repelentes de oviposición

Tanto Renou y Guerrero (2000) como Plimmer *et al*. (1982) han informado el uso de atractantes y paraferomonas de insectos en el control de plagas con énfasis en compuestos sintéticos. Estos autores encontraron que feromonas de oviposición podrían influenciar específicamente a muchas hembras de insectos a poner sus huevos en el mismo sitio.

Un atractante de oviposición es una sustancia que causa que las hembras grávidas orienten su vuelo hacia el sustrato de oviposición, mientras que un estimulante es una sustancia que provoca el comportamiento de oviposición después de reposar en el sustrato. Por otro lado, un repelente es una sustancia que estimula la orientación del mosquito lejos del sustrato de oviposición, mientras que un disuasivo es una sustancia que inhibe el comportamiento de oviposición (Clements, 1999). Por lo tanto, atractantes y repelentes son señales que afectan el comportamiento de mosquitos a larga distancia y son exclusivamente olfativas, mientras que los estimulantes y disuasivos actúan a corta distancia y pueden involucrar señales olfativas y de contacto (Clements, 1999).

En los mosquitos, la primera evidencia inequívoca de una feromona de oviposición se observó para *Culex tarsalis* Coquillett (Osgood y Kempster, 1971), dejando clara la diferencia entre un atractante y un estimulante de oviposición. El reconocimiento de esta diferencia es muy importante en bioensayos de productos químicos para su posible uso en el control de mosquitos, como la utilidad de un compuesto al que los mosquitos orienten a distancia (atractante) puede ser muy diferente de aquella a la que los mosquitos sólo responden al contacto (estimulante).

Existe evidencia sobre la presencia de sustancias químicas atractantes y/o estimulantes de oviposición en mosquitos. Estas pueden, en algunos casos, ser consideradas como feromonas (Bentley *et al*., 1976) como el *n*-heneicosano (Fig. 4) (Mendki *et al*., 2000). El *n*-heneicosano (C_{21}), identificado y caracterizado en la cutícula de larvas de *Ae. aegypti*, ha demostrado atracción a hembras grávidas para oviponer en sustratos tratados (Mendki *et al.,* 2000; Seenivasagan *et al*., 2009).

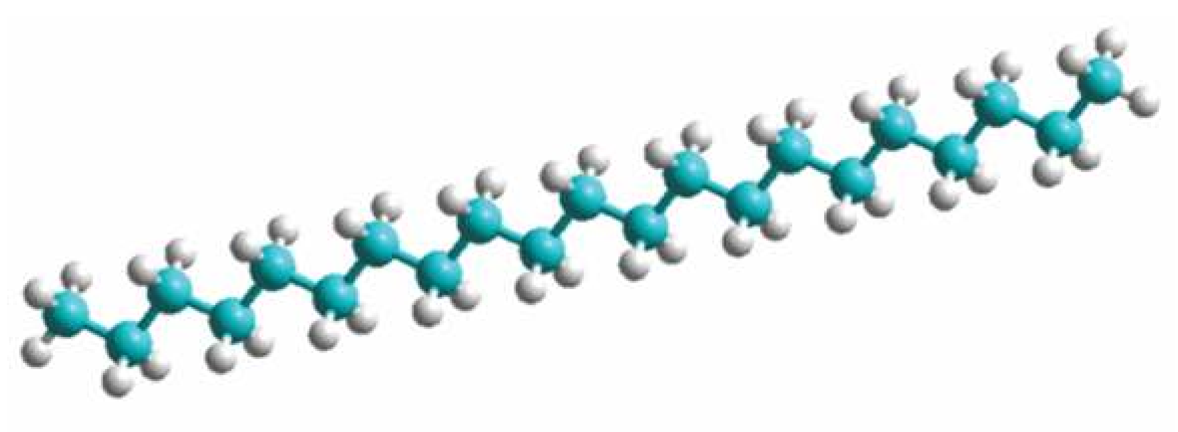


Figura 4. Estructura química del *n*-heneicosano.

Efecto de semioquímicos en el comportamiento de oviposición

Los factores químicos que intervienen en la selección del sitio de oviposición por mosquitos se han convertido en un foco de interés en los últimos años, y se ha prestado considerable atención a las señales químicas que influyen en este proceso (Millar *et al*., 1992; Beehler *et al.,* 1994; Takken y Knols, 1999). Estudios recientes han revelado que este comportamiento es controlado por semioquímicos: se han documentado respuestas de oviposición en *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus* frente a varios ésteres de ácidos grasos C_{21}, pentanoato de hexadecilo, heptanoato de tetradecilo y octanoato de tridecilo, compuestos que presentaron una significativa actividad repelente de la oviposición contra las dos especies de mosquitos, mientras que el octadecanoato de propilo produjo atractancia de *Ae. aegypti* al sustrato de oviposición tratado con concentraciones de 1 y 10 ppm (Sharma *et al*., 2008). También resultaron atractantes ciertos compuestos, como el acetato de etilo y varios hidrocarburos de 22 a 28 carbonos, presentes en el alga *Spirogyra majuscula* Kützing para *Anopheles pseudopunctipennis* (Torres-Estrada *et al.*, 2007).

Estos compuestos actúan como paraferomonas, de bajo impacto ambiental y se pueden utilizar en combinación con otros métodos de control de plagas para disminuir la densidad de estos mosquitos vectores. Es sólo un ejemplo de la importancia del hallazgo de sustancias naturales que modulen el comportamiento de oviposición de estos insectos vectores.

Atractantes y repelentes aplicados al control de vectores

La aplicación de claves químicas para el control de plagas es muy utilizado en la agricultura debido a su bajo impacto ambiental. Sin embargo, estas medidas todavía no están tan desarrolladas en salud pública (Bowman *et al.*, 2016). Para que estas herramientas sean efectivas resulta importante que se apliquen en un contexto de manejo integrado de plagas.

Trampas para adultos cebadas con atractantes

Las trampas para adultos con atractante, atraen a los mosquitos y en algunos casos pueden estar combinadas con un agente letal. Estos atractantes pueden ser visuales (luz UV) y/o químicos, estos últimos pueden ser una (1-Octanol, CO_2, etc.) o varias sustancias en una proporción definida (por ejemplo un *blend* de amonio, CO_2, acido láctico y junto a ciertos ácidos carboxílicos alifáticos) e incluso animales vivos. Algunas mezclas sintéticas de olores pueden superar la atractancia generada por humanos (Okumu *et al.*, 2010a). Originalmente las trampas para adultos cebadas con atractantes fueron desarrolladas para realizar muestreos; sin embargo, se ha visto que, combinadas con otras estrategias de control, por ejemplo, redes tratadas con insecticidas, pueden ser efectivas para el control de mosquitos transmisores de malaria en África (Okumu *et al.*, 2010b).

Atractantes de oviposición

Las feromonas de oviposición pueden jugar un papel relevante como metodología de control. Estas feromonas pueden atraer a hembras grávidas a depositar sus huevos en trampas con insecticidas. En Kenia se combinó una feromona de oviposición con un regulador de crecimiento, esto hizo que las hembras dirigieran su postura de huevos a la trampa donde las larvas no pudieron completar su desarrollo (Otieno *et al.*, 1988).

Por otro lado, las ovitrampas son herramientas ampliamente utilizadas en tareas de monitoreo de poblaciones de mosquitos o en el muestreo de las especies presentes. Su mejoramiento con fines de control poblacional podría introducir nuevas herramientas de bajo impacto ambiental que permitirían un control integrado de los vectores como transmisores de dengue. Una estrategia de control que ya se está implementando en *Ae. aegypti* (Harburguer *et al.*, 2016) es el desarrollo de ovitrampas letales (autocidas), que incluyen compuestos con actividad larvicida/ovicida de muy bajo impacto ambiental y un atractante de oviposición activos sobre hembras de esta especie. Representa una nueva herramienta de control con modos de acción más selectivos, con un menor riesgo sobre los organismos no blanco y el medio ambiente.

Repelentes espaciales

Los repelentes espaciales son químicos que en fase gaseosa previenen el contacto humano-vector alterando los patrones de comportamiento normal del vector en un área designada (zona segura) haciendo el espacio inadecuado para el insecto. Esto disuade al vector a entrar en un espacio ocupado por un potencial hospedador reduciendo los encuentros entre humanos y vectores, eliminando o minimizando la probabilidad (riesgo) de transmisión de patógenos. La transmisión de una enfermedad podría ser reducida debido a que los mosquitos se ven obligados a buscar hospedadores no humanos que no son reservorios del patógeno y/o se ven afectadas sus tasas de alimentación, reproducción y supervivencia, ya que los hospedadores humanos son difíciles de acceder y no hay fuentes alternativas de sangre disponibles. Entre los repelentes espaciales más usados se encuentran algunos insecticidas (aletrina) y derivados de plantas, aceites esenciales (*Citronella* sp., *Cymbopogon* sp., etc.) o sus componentes (por ejemplo el eugenol) (Achee *et al.*, 2012).

Repelentes de oviposición

El objetivo de los repelentes de oviposición es impedir la oviposición del mosquito a nivel individual. Si se impide la oviposición, el ciclo de vida del mosquito se interrumpe y, por tanto, se reduce el crecimiento de la población. Los repelentes de oviposición se podrían usar contra las hembras grávidas limitando el número de sitios de oviposición e induciendo a poner sus huevos en ovitrampas letales (Xue *et al.*, 2001). El uso de repelentes de oviposición podrían ser particularmente útiles para

alejar a las hembras grávidas de sitios naturales difíciles de controlar.

Estrategias push-pull

El término *push-pull* (empujar-tirar) fue definido como una estrategia para el control de plagas de insectos por Pyke *et al.* (1987) en Australia quien investigó el uso de estímulos repelentes y atractantes, para manipular la distribución de *Helicoverpa* spp. en algodón, reduciendo de este modo la utilización de insecticidas.

El objetivo de las estrategias *push-pull* es dirigir el movimiento y controlar la distribución y abundancia de un insecto plaga (Cook *et al*., 2007). El vector es repelido afuera del recurso (*push*) usando un estímulo que enmascara la atractancia del hospedador. Simultáneamente el vector es atraído (*pull*) con un estímulo a otras áreas como trampas, facilitando su eliminación. En el caso de los mosquitos, pueden utilizarse otros hospedadores preferidos o repelentes de origen natural que protegen al hombre, y como atractantes se puede utilizar compuestos del sudor humano o feromonas.

Control de estadios larvales

Si bien el sistema olfativo del adulto en mosquitos es bien conocido, existen pocos estudios del sistema sensorial de los estadios larvales. La antena larval consta de dos sitios para la quimiorrecepción: el cono sensorial, *sensillum* multiporoso, y la espiga ("peg organ"), *sensillum* gustativo con un poro terminal en el extremo distal. En consecuencia, las larvas son capaces de reaccionar a señales químicas que actúan sobre sus vías quimiosensoriales mediante comportamientos complejos. Entre los comportamientos más importantes en el estado larval de los mosquitos se encuentran la búsqueda de alimento, la agregación y las respuestas antipredatorias (Clements, 1999). Tanto compuestos naturales asociados al alimento como el 3-metilfenol, y artificiales como la DEET, pueden producir efecto atractante o repelente respectivamente en larvas de *Ae. aegypti* (Gonzalez *et al.*, 2015).

Por otro lado, la eficacia de los larvicidas está influenciada por varios factores; la formulación, la calidad del agua y la susceptibilidad de las larvas entre otros. Si un atractante es incorporado a una formulación larvicida de liberación lenta sería posible aumentar la densidad de larvas próxima al insecticida y de ese modo mejorar en gran medida su eficacia. En este sentido, los resultados de Gonzalez *et al.* (2016) mostraron que combinar atractantes con larvicidas produce un incremento en la velocidad de mortalidad. Estos estudios inician el camino para la implementación de estrategias *push-pull* aplicadas en larvas, de las que hasta el momento no existen registros. Estas lograrían expulsar a las larvas de su hábitat con un repelente, dirigiéndolas a trampas con atractantes combinadas con un agente letal. De esta manera, las larvas son atraídas a los cebos con larvicidas aumentando su efectividad y permitiendo una competencia más eficiente con las fuentes naturales de alimento. Estas herramientas podrían ser una estrategia de control para mosquitos que habiten en grandes extensiones de agua, como *Culex* ó *Anopheles*, ya que permiten agrupar la población larvaria en la zona de mayor concentración de larvicida liberado.

Perspectivas

Los modificadores del comportamiento de insectos prometen ser parte fundamental de una estrategia integrada en el manejo de vectores transmisores de enfermedades humanas. Aunque aún tienen usos limitados, su desarrollo redundará en estrategias más selectivas de mínimo impacto ambiental y de mejor relación costo/beneficio. Las medidas convencionales de control de vectores están siendo fuertemente cuestionadas, por eso será imprescindible contar con herramientas más precisas y elegantes que eviten las enfermedades que ellos transmiten.

1. Abdel-Rahman A, Shetty AK, Abou-Donia MB. 2001. Subchronic dermal application of N, N-diethyl m-toluamide (DEET) and permethrin to adult rats, alone or in combination, causes diffuse neuronal cell death and cytoskeletal abnormalities in the cerebral cortex and the hippocampus, and Purkinje neuron loss in the cerebellum. Exp Neurol. 172: 153-171.
2. Achee NL, Bangs MJ, Farlow R, Killeen GF, Lindsay S, Logan JG, Zwiebel LJ. 2012. Spatial repellents: from discovery and development to evidence-based validation. Malar J. 11: 164.
3. Alvarez Costa A, Naspi CV, Lucia A, Masuh H. 2017. Repellent and larvicidal activity of the essential oil from *Eucalyptus nitens* against *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. En prensa.
4. Anyanwu GI, Davies DH, Molyneux DH, Phillips A, Milligan PJ. 1993. Cuticular hydrocarbon discrimination/variation among strains of the mosquito, *Anopheles* (*Cellia*) *stephensi* Liston. Ann Trop Med Parasitol. 87: 269-275.
5. Beehler JW, Millar JG, Mulla MS. 1994. Field evaluation of synthetic compounds mediating oviposition in *Culex* mosquitoes (Diptera: Culicidae). J Chem Ecol. 20: 281-291.
6. Beier JC. 1998. Malaria parasite development in mosquitoes. Ann Rev Entomol. 43: 519-543.
7. Bentley MD, McDaniel IN, Lee HP, Stiehl B, Yatagai M. 1976. Studies of *Aedes triseriatus* oviposition attractants produced by larvae of *Aedes triseriatus* and *Aedes atropalpus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 13: 112-115.
8. Birch MC, Haynes KF. 1982. Insect pheromones. London: Edward Arnold.
9. Blomquist GJ, Nelson DR, De Renobales M. 1987. Chemistry, biochemistry, and physiology of insect cuticular lipids. Arch Insect Biochem Physiol. 6: 227-265.
10. Bowman LR, Donegan S, McCall PJ. 2016. Is Dengue Vector Control Deficient in Effectiveness or Evidence?: Systematic Review and Meta-analysis. Plos Negl Trop Dis. 10: e0004551.
11. Briassoulis G, Narlioglou M, Hatzis T. 2001. Toxic encephalopathy associated with use of DEET insect repellents: a case analysis of its toxicity in children. Hum Exp Toxicol. 20: 8-14.
12. Chapman RF. 1998. The insects. Structure and Function. 4th ed. Cambridge: Cambridge University Press.
13. Clements AN. 1999. The biology of mosquitoes: Sensory, reception and behaviour. Vol. 2. Wallingford, United Kingdom: CAB International Press.
14. Cook SM, Khan ZR, Pickett JA. 2007. The use of push-pull strategies in integrated pest management. Ann Rev Entomol. 52: 375-400.
15. Cork A, Beevor PS, Gaugh AJE, Hall D. 1990. Gas chromatography linked to electroantennography: a versatile technique for identifying insect semiochemicals. Chromatography and isolation of insect hormones and pheromones. New York: Plenum Press.
16. Dethier VG, Browne BL. 1960. The Designation of Chemicals in Terms of the Responses They Elicit from Insects. J Econ Entomol. 53: 134-136.
17. Dethier VJ. 1948. Chemical insect attractants and repellents. Soil Sci. 65: 204.
18. Dicke M, Sabelis MW. 1988. Infochemical terminology: base on cost-benefit analysis rather than origin of compound?. Funct Ecol. 2: 131-139.
19. Dietemann V, Peeters C, Liebig J, Thivet V, Holldobler B. 2003. Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. Proc Natl Acad Sci USA. 100: 10341-10346.
20. Dusenbery DB. 1992. Sensory Ecology: How organisms acquire and respond to information. New York: WH Freeman USA Press.
21. Gillij YG, Gleiser RM, Zygadlo JA. 2008. Mosquito repellent activity of essential oils of aromatic plants growing in Argentina. Bioresour Technol. 99: 2507-2515.
22. Gonzalez PV, González Audino PA, Masuh HM. 2014. Electrophysiological and behavioural response of *Aedes albopictus* to n-heinecosane, an ovipositional pheromone of *Aedes aegypti*. Entomol Exp Appl. 151: 191-197.
23. Gonzalez PV, González Audino PA, Masuh HM. 2015. Behavioral Response of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) larvae to Synthetic and Natural Attractants and Repellents. J Med Entomol. 52: 1315-1321.
24. Gonzalez PV, Harburguer L, González Audino PA, Masuh HM. 2016. The use of *Aedes aegypti* larvae attractants to enhance the effectiveness of larvicides. Parasitol Res. 115: 2185-2190.
25. Greene MJ, Gordon DM. 2003. Social insects: cuticular hydrocarbons inform task decisions. Nature. 423: 32.
26. Grieco JP, Achee NL, Chareonviriyaphap T, Suwonkerd W, Chauhan K, Sardelis MR, Roberts DR. 2007. A new classification system for the actions of IRS chemicals traditionally used for malaria control. Plos One. 2: e716.
27. Gullan PJ, Cranston PS. 2000. The insects. An outline of Entomology. London: Chapman and Hall Press.
28. Hansson BS. 1999. Insect Olfaction. Hamburg, Germany: Springer.
29. Harburguer L, Licastro S, Masuh H, Zerba E. 2016. Biological and chemical characterization of a new larvicide ovitrap made of plastic with pyriproxyfen incorporated for *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) control. J Med Entomol. tjw022.
30. Howard RW, Blomquist GJ. 1982. Chemical ecology and biochemistry of insect hydrocarbons. Ann Rev Entomol. 27: 149-172.
31. Howard RW, Blomquist GJ. 2005. Ecological, Behavioral, and Biochemical aspects of insect hydrocarbons. Annu Rev Entomol. 50: 371-393.
32. Howard RW, Jackson LL, Banse H, Blows MW. 2003. Cuticular hydrocarbons of *Drosophila birchii* and *D. serrata*: identification and role in mate choice in *D. serrata.* J Chem Ecol. 29: 961-976.
33. Hubbard SF, Marris G, Reynolds A, Rowe GW. 1987. Adaptative patterns in the avoidance of superparutism by parasitic wasps. J Anim Ecol. 56: 387-401.
34. Kanaujia S, Kaissling KE. 1985. Interactions of pheromone with moth antennae: adsorption, desorption and transport. J Insect Physiol. 31: 71-81.
35. Karlson P, Butenandt A. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. Annu Rev Entomol. 4: 49-58.
36. Kennedy JS. 1978. The concept of olfactory “arrestment” and “attraction”. Physiol Entomol. 3: 91-98.
37. Klowden MJ. 1990. The endogenous regulation of mosquito reproductive behavior. Experientia. 46: 660- 670.
38. Kruger EL, Papas CD. 1993. Geographic variation of cuticular hydrocarbons among fourteen populations of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). J Med Entomol. 30: 544-548.
39. MacDonald G. 1956. Epidemiological basis of malaria control. Bull World Health Organ. 15: 613-626.
40. Mendki MJ, Ganesan K, Prakash S, Suryanarayana MVS, Malhotra RC, Rao KM, Vaidyanathaswamy R. 2000. Heneicosane: an oviposition-attractant pheromone of larval origin in *Aedes aegypti* mosquito. Curr Sci. 78: 1295-1296.
41. Millar JG, Chaney JD, Mulla MS. 1992. Identification of oviposition attractants for *Culex quinquefasciatus* from fermented Bermuda grass infusions. J Am Mosq Control Assoc. 8: 11-17.
42. Miller JR, Siegert PY, Amimo FA, Walker ED. 2009. Designation of chemicals in terms of the locomotor responses they elicit from insects: an update of Dethier *et al*. (1960). J Econ Entomol. 102: 2056-2060.
43. Montooth KL, Gibbs AG. 2003. Cuticular pheromones and water balance in the house fly, *Musca domestica.* Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol. 135: 457-465.
44. Moore SJ, Lenglet A, Hill N. 2006. Plant-based insect repellents. En Debboun M, Frances SP, Strickman D, eds. Insect Repellents: Principles Methods, and Use. Florida CRC Press. pp. 275-303.
45. Moorhouse JE, Yeadon R, Beevor PS, Nesbitt BF. 1969. Method for use in studies of insect chemical communication. Nature. 223: 1174-1175.
46. Nagai T. 1981. Electroantennogram response gradiente on the antenna of the european corn borer, *Ostrinia nubilalis*. J Insect Physiol. 27: 889-894.
47. Nordlund DA, Lewis WJ. 1976. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. J Chem Ecol. 2: 211-220.
48. Okumu FO, Govella NJ, Moore SJ, Chitnis N, Killeen GF. 2010a. Potential benefits, limitations and target product-profiles of odor-baited mosquito traps for malaria control in Africa. Plos One. 5: e11573.
49. Okumu FO, Killeen GF, Ogoma S, Biswaro L, Smallegange RC, Mbeyela E, Mshinda H. 2010b. Development and field evaluation of a synthetic mosquito lure that is more attractive than humans. Plos One. 5: e8951.
50. Onyabe D, Roitberg BD. 1997.The effect of conspecifics on the oviposition site selection and oviposition behaviour in *Aedes togi* (Theobald) (Diptera: Culicidae). Can Entomol. 129:1173-1176.
51. von Oppen S, Masuh H, Licastro S, Zerba E, Gonzalez-Audino P. 2015. A floral-derived attractant for *Aedes aegypti* mosquitoes. Entomol Exp Appl. 155: 184-192.
52. Osgood CE, Kempster RH. 1971. An oviposition pheromone associated with the egg rafts of *Culex tarsalis*. J Econ Entomol. 64: 1038-1041.
53. Osimitz TG, Murphy JV. 1997. Neurological effects associated with use of the insect repellent N, N-diethyl-m-toluamide (DEET). Clin Toxicol. 35: 435-441.
54. Otieno WA, Onyango TO, Pile MM, Laurence BR, Dawson GW,

Wadhams LJ, Pickett JA. 1988. A field trial of the synthetic oviposition pheromone with *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae) in Kenya. Bull Entomol Res. 78: 463-470.
55. Park KC, Cork A. 1999. Electrophysiological response of antennal receptor neurons in female Australian sheep blowflies *Lucilia cuprina* to host odours. J Insect Physiol. 45: 85-91.
56. Plimmer JR, Inscoe MN, McGovern TP. 1982. Insect attractants. Annu Rev Pharmacol. 22: 297-320.
57. Pyke B, Rice M, Sabine B, Zalucki MP. 1987. The push-pull strategy behavioural control of *Heliothis*. ACGR. 9: 7-9.
58. Renou M, Guerrero A. 2000. Insect parapheromones in olfaction research and semiochemicals-based pest control strategies. Ann Rev Entomol. 48: 605-630.
59. Roelofs WL. 1984. Assays: rapid and convenient screening procedures for pheromones. En: Hummel HE, Miller TA, editors. Electroantennogram Techniques in pheromone research. New York: Springer-Verlag. pp. 131-159.
60. Schneider D. 1969. Insect olfaction: deciphering system for chemical messages. Science. 163: 1031-1037.
61. Seenivasagan T, Kavita RS, Sekhar K, Ganesan K, Prakash S, Vijayaraghavan R. 2009. Electroantennogram, flight orientation, and oviposition responses of *Aedes aegypti* to the oviposition pheromone *n*-heneicosane. Parasitol Res. 104: 827-833.
62. Sharma KR, Seenisagan T, Rao AN, Ganesan K, Agarwal OP, Malhotra RC, Prakash S. 2008. Oviposition responses of *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* to certain fatty acid esters. Parasitol Res. 103: 1065-1073.
63. Snyder JW, Poe RO, Stubbins JF, Garrettson LK. 1986. Acute manic psychosis following the dermal application of N, N-diethyl-m-toluamide (DEET) in an adult. Clin Toxicol. 24: 429-439.
64. Spencer M, Blaustein L, Cohen JE. 2002. Oviposition habitat selection by mosquitoes (*Culiseta longiareolata*) and consequences for population size. Ecology. 83: 669-679.
65. Steinbrecht L, Ziegelberger G. 1995. Inmunolocalization of pheromone binding protein and general odorant binding protein in olfatory sensilla of the silk moths *Antheraea* and *Bombyx*. Cell Tissue Res. 282: 203-217.
66.Struble DL, Arn H. 1984. Combined gas chromatography and electroantennogram recording of insect olfactory responses. En: Hummel HE, Miller TA, editors.Techniques in Pheromone Research. New York: Springer-Verlag. pp. 161-178.
67. Syntech. 2004. Electroantennography: a practical introduction. Netherlands: Hilversum.
68. Takken W, Knols BGJ. 1999. Odor-mediated behaviour of Afrotropical malaria mosquitoes. Ann Rev Entomol. 44: 131-157.
69. Torres-Estrada JL, Meza-Alvarez RA, Cruz-Lopez L, Rodriguez MH, Arredondo-Jimenez JI. 2007. Attraction of gravid *Anopheles pseudo-punctipennis* females to oviposition substrates by *Spirogyra majuscula* (Zygnematales: Zygnmataceae) algae under laboratory conditions. J Am Mosq Control Assoc. 23: 18-23.
70. Vogt RG, Rybezynski R, Lerner MR. 1990. The biochemistry of odorant reception and transduction. En: Schild D, Ed. Chemosensory Information Processing. Berlin, Germany: Springer Verlag. pp. 33-76.
71. Vogt RG. 1995. Molecular genetics of moth olfaction: a model for cellular identity and temporal assembly of the nervous system. En: Golsmith MR, Wilkinseds AS, eds. Molecular Model System in the Lepidoptera. Cambridge, England: Cambridge University Press. pp. 341-67.
72. Wadhams LJ. 1990. The use of coupled gas chromatography: electrophysiological techniques in the identification of insect pheromones. En: McCaffery AR, Wilsoneds ID, eds. Cromatography and isolation of Insect Hormones and Pheromones. New York, USA: Plenum Press. pp. 289-298.
73. Wadhams LJ. 1992. The perception of semiochemicals. En: Crampton JM, Ed. Insect Molecular Science Proceedings, 16th Symposium of the Royal Entomological Society London. London, England: Imperial College London. Academic Press. pp.152-16.
74. Xue RD, Barnard DR, Ali A. 2001. Laboratory and field evaluation of insect repellents as oviposition deterrents against the mosquito *Aedes albopictus*. Med Vet Entomol. 15: 126-131.



Foto: Pupa de *Toxorhynchites* (*Lynchyella*) *theobaldi*
Dr. Raúl E. **Campos**

Sección 6

ASPECTOS CULTURALES, PREVENCIÓN Y ACCIÓN COMUNITARIA

Coordinadora

Elena B. **Oscherov**

La Organización Panamericana de la Salud implementó la Estrategia de Gestión Integrada (EGI) para la prevención y control del Dengue, propuesta que fue adoptada para encarar otras patologías de transmisión vectorial. En la misma se sugieren acciones interdisciplinarias y el uso de la comunicación social como herramienta para lograr cambios de conductas, incentivar la participación comunitaria y la movilización social. En este contexto se inscriben los contenidos de esta sección. La misma comprende cuatro capítulos, el primero (capítulo 25) trata sobre los hábitos y creencias sobre mosquitos, ya que las costumbres y las representaciones que tienen las personas sobre una determinada enfermedad y la percepción de riesgo de contraerla muchas veces favorecen, no solamente la transmisión del patógeno, sino su permanencia en el lugar. Se exponen los resultados y conclusiones obtenidas por investigadores de diferentes países en los cuales se desarrollan epidemias de dengue, permanece el paludismo o conviven ambas patologías. Se analiza la información transmitida por organismos públicos y medios de comunicación y se consignan las concepciones sobre los criaderos, las enfermedades relacionadas con mosquitos, como y donde obtiene información la población, los métodos de control y prevención.

En el capítulo 26 se investiga el antes, durante y el después de la información brindada por los medios ante el desarrollo de una epidemia de dengue. Mediante el análisis de las notas publicadas en un medio impreso de distribución nacional y las réplicas en las redes sociales, se indaga sobre cuáles son las fuentes que utilizan para obtener información y a quienes va dirigida la misma. Se verifica una vez más la prevalencia de la idea de que la responsabilidad es de los otros, extranjeros por un lado y a nivel local, personas que no asean sus viviendas. El tema no es encarado a nivel global ni por las autoridades sanitarias ni por los comunicadores. En los medios de comunicación se exalta la fumigación como solución, la que es reclamada por los mismos pobladores y en ningún momento se habla sobre medidas de prevención. Se concluye que es necesario el trabajo



Foto: Pupa de *Toxorhynchites* (*Lynchyella*) *theobaldi*
Dr. Raúl E. **Campos**

ASPECTOS CULTURALES...

CONTINUACIÓN...

conjunto entre investigadores, autoridades y comunicadores para elaborar estrategias eficientes que permitan llegar al público destinatario en los períodos entre brotes.

El capítulo 27 trata sobre las conductas en relación a los recipientes y contenedores. Se refuerza la idea de la necesidad de adaptar la comunicación a las particularidades de cada región. Se profundiza sobre los saberes de la población respecto a los sitios de cría y sobre el papel que cada ciudadano debe cumplir en el control de los vectores. Se verifica como debilidad de los programas la falta por parte de las comunidades, de asumir que hay una responsabilidad individual y colectiva en el control vectorial. Se detecta además que un mayor conocimiento no se traduce siempre en acciones tendientes a eliminar los criaderos. Se buscan explicaciones y se proponen caminos alternativos para las políticas de prevención.

En el capítulo 28 a través del relato de acciones concretas efectuadas por el municipio de la ciudad de Posadas (Misiones, Argentina) durante el período 2008-2015, se pone de relieve la complejidad del trabajo con la comunidad. Desde la construcción del proyecto, en el cual se logra la participación de los destinatarios, hasta la concreción de los objetivos, hay muchos obstáculos y problemas que resolver. Las soluciones alcanzadas en temas como el reemplazo de los floreros en los cementerios o el descarte de las cubiertas son un aporte valioso, así también el trabajo realizado con las comunidades educativas.

Finalmente, en los cuatro capítulos se enfatiza la necesidad de partir de los saberes y prácticas de la población para diseñar programas de control en los que se incluyan acciones para lograr la participación comprometida de la sociedad, lo que los hará sustentables y perdurables en el tiempo.

Hábitos y creencias sobre mosquitos

Elena B. **Oscherov**[1,2]
Analía V. **Araujo**[1]
Matías I. **Dufek**[2]

[1] Biología de los Parásitos [2] Biología de los Artrópodos.
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura.
Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Corrientes.

eboscherov@yahoo.com.ar
analiav.araujo@gmail.com
matias.dufek@gmail.com

En este capítulo se abordarán los resultados y conclusiones obtenidas en investigaciones relacionadas a las creencias, actitudes y prácticas (CAP) sobre enfermedades de transmisión vectorial y la información transmitida por organismos públicos y medios de comunicación, efectuadas en diferentes escenarios epidemiológicos. Se consignan las concepciones sobre el lugar donde se crían los mosquitos, las enfermedades relacionadas con estos vectores, las fuentes de información para la población, los métodos de control y prevención. Se resalta la necesidad de que se efectúen investigaciones sobre las CAP en cada comunidad y que sus resultados sean utilizados por los programas de control vectorial, en la estrategia comunicacional para contribuir a modificar los saberes y hábitos que reduzcan la efectividad o sostenibilidad de las acciones y fomentar aquellos que las favorezcan, así como para adaptar las actividades de vigilancia y control a la población local.

Durante mucho tiempo, en el siglo pasado, se realizaron acciones desde las organizaciones gubernamentales con el objetivo de controlar las enfermedades transmitidas por vectores. Estas campañas no dieron resultado sostenible en el tiempo y es así que aquellos vectores que se creían eliminados, volvieron a propagarse, tal es el caso del *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti*. Ante esta problemática, surgió la necesidad de un replanteo y es así que la Organización Panamericana de la Salud (OPS) implementa la Estrategia de Gestión Integrada para la prevención y control del Dengue (San Martín y Brathwaite-Dick, 2007). Estrategia que es también utilizada para otras patologías de transmisión vectorial. Los lineamientos sugeridos en la propuesta incluyen acciones interdisciplinarias que van desde las estructuras gubernamentales, la atención al paciente, el laboratorio, la vigilancia epidemiológica y entomológica, el saneamiento ambiental, la investigación y capacitación, la promoción de la salud y la comunicación social. Respecto a este último punto las actividades sugeridas son elaborar, ejecutar y evaluar planes de comunicación para lograr cambios de conductas y planes de participación comunitaria y de movilización social.

Una nueva propuesta para planificar la comunicación y movilización social es la metodología de la "comunicación para impactar en conductas", conocida por la sigla COMBI (*Communication for Behavioral Impact*). Esta metodología propone promover cambios de comportamientos en la sociedad a partir de las conductas identificadas mediante el desarrollo de investigaciones al efecto (San Martín y Brathwaite-Dick, 2007).

En una sociedad humana existe un bagaje de creencias y hábitos que son universales y otros particulares de cada región. La creencia se define como una aceptación y conformidad con algo, es una idea a la que se considera verdadera o cierta (Real Academia Española). Desde el punto de vista de la sociología y de la filosofía las creencias son sistemas de ideas y conceptos colectivizados que estructuran la percepción del mundo en el que vive una sociedad determinada (García Sierra, 2000), lo que se enlaza con las representaciones que son las concepciones construidas socialmente y moduladas por el contexto social (Helman, 2007).

Los hábitos culturales y las representaciones que tienen las personas sobre una determinada enfermedad y la percepción de riesgo de exposición o infección muchas veces favorecen, no solamente la transmisión del patógeno, sino su permanencia en el lugar, por eso es importante el abordaje antropológico que investiga al hombre desde su forma de hacer y de pensar (Magnani *et al.*, 2007).

¿Cómo influyen las creencias y representaciones en el comportamiento de una población ante una situación de enfermedad - salud? Esta cuestión muchas veces no es tenida en cuenta en los diseños de estrategias de control vectorial o en prevención de enfermedades transmitidas por vectores. En el ámbito de la Medicina y la Antropología se ha indagado sobre la adhesión a un tratamiento, la comprensión de las relaciones con los pacientes, las condiciones que permiten ser reconocido como afectado y por lo

tanto asistido (Álvarez, 2002), y desde el campo de la Ciencia y la Salud Pública se han hecho investigaciones sobre vectores y se han emprendido acciones comunitarias relacionadas principalmente con la epidemiología de Chagas, dengue y malaria y muy poco con respecto a patologías emergentes transmitidas por otros culícidos.

En este capítulo se abordarán los resultados y conclusiones obtenidas en investigaciones efectuadas en diferentes escenarios epidemiológicos relacionadas a las creencias, actitudes y prácticas (CAP) sobre enfermedades de transmisión vectorial y la información transmitida por algunos organismos públicos y medios de comunicación los que serán citados en forma puntual.

La metodología de estudio encarada en diferentes países de América para abordar el conocimiento sobre las CAP se basa en la realización de encuestas que incluyen como ejes la identificación de factores socioeconómicos, el conocimiento sobre los síntomas de la enfermedad (en especial dengue y malaria), los vectores y medidas de prevención. Las encuestas de conocimientos, actitudes y prácticas son una herramienta para utilizarlas en el diagnóstico y planificación de proyectos que permiten analizar los saberes y conductas de una población de modo de entender por qué las personas hacen lo que hacen y ver así si es factible lograr el cambio en un comportamiento o detectar aquellos aspectos que necesitan ser reforzados. Existen distintos tipos de encuestas, las semiestructuradas o con preguntas abiertas aportan más información que las encuestas cerradas que pueden contener sesgos del investigador. De la misma manera, el investigador debe definir previamente qué datos obtendrá de cada interrogante, para evitar la reiteración de preguntas descriptivas que no aportan información al objeto de estudio, pero puede saturar al encuestado. Por otra parte las ciencias sociales proporcionan herramientas como las entrevistas a informantes calificados, referentes comunitarios, etc. y el análisis del discurso tal como se pueden apreciar en los trabajos de Cavalcanti Lefevre *et al.* (2007) y Mastrángelo (2013). Para el análisis del discurso del sujeto colectivo se pueden emplear software como el *QualiquantiSoft*:(http//www.ipdsc.com.br) que permite la identificación de ideas claves o centrales.

Cómo respuesta a la necesidad de comunicación y participación comunitaria se emplea la capacitación de promotores pertenecientes a la comunidad destinataria y además se promueve implicar a las organizaciones no gubernamentales y a los establecimientos escolares. Sin embargo, el punto de partida no siempre se basa en un diagnóstico sobre cuáles son los problemas más relevantes para la población, una cuestión que debe ser tenida en cuenta para poder plantear estrategias adecuadas. Schweigmann *et al.* (2009), por ejemplo, encuentran que los temas prioritarios en Buenos Aires, Argentina, fueron la falta de seguridad, la basura y las plagas urbanas mientras que los mosquitos fueron considerados como un problema menor. En el Amazonas Colombiano, Pérez *et al*. (1999) hallan que la principal preocupación de la comunidad con respecto a los mosquitos es la de controlarlos por las molestias que producen por su picadura y no por transmitir enfermedades como la fiebre amarilla o la malaria. Otro aspecto que no es considerado, son las propias concepciones que tienen sobre la comunidad los encargados de las encuestas, monitoreos y capacitaciones que pueden llevar a ocultar, tras la idea de que se trata de un problema cultural, las deficiencias estructurales de una población (Mastrángelo, 2013).

En los países de América, en donde persiste la malaria y se desarrollan epidemias de dengue se han realizado diversos trabajos en relación a las percepciones y conductas con el objetivo de obtener elementos claves que sirvan para optimizar y perpetuar en el tiempo las acciones de control de estas patologías. La metodología empleada fue la realización de encuestas con interrogantes sobre el vector, la transmisión, la prevención y el control. Como ejemplo se exponen los resultados obtenidos con respecto al dengue y malaria en México (Rodríguez *et al*., 2003; Caballero Hoyos *et al*., 2006), Colombia (Pérez *et al*., 1999; Forero *et al.*, 2014) y Panamá (Griffith *et al*., 2015); sobre dengue en Argentina (Bar y Zapata, 2002; Schweigmann *et al.*, 2009), Brasil (Cavalcanti Lefevre *et al*., 2007), Paraguay (Benítez Leite *et al*., 2002; Dirección General de Promoción de la Salud, 2013) y Cuba (De la Cruz *et al*., 1999), y sobre malaria en Perú (Ventosilla *et al*., 2005), Venezuela (Sojo-Milano *et al.*, 2008) y Guatemala (Méndez Nelson, 1995). Solamente se aclarará la fuente consultada cuando se trate de aportes de otros medios.

¿Dónde se crían los mosquitos?

Respecto al *Ae. aegypti*, como producto de las campañas de control realizada por organismos públicos centradas en la eliminación de materiales en desuso o descacharrado, la población tiene idea de que las larvas se crían en recipientes con agua, sin discriminar el tipo de agua y es así que muchos la

relacionan con el agua estancada y con la basura, también se mencionan los escombros, las plantas, el aire, el barro, las habitaciones húmedas y cerradas. En cuanto al lugar donde son depositados los huevos la creencia es que los mosquitos eligen recipientes con agua limpia y también donde se acumulan desechos. Respecto a *Anopheles* sp. se relaciona su presencia con las aguas estancadas y desagües y también con el agua limpia y la basura.

En la mayoría de las encuestas no se incluyen interrogantes sobre el ciclo del mosquito y en especial sobre la ovipostura. En la mayoría de la folletería que acompaña las campañas de prevención no se tiene en cuenta el detalle de que la hembra pega los huevos en las paredes de los recipientes, por arriba del nivel del agua y que eclosionan cuando el nivel sube. Sin embargo, este aspecto que no parece relevante, lleva a que no se comprenda la importancia de cepillar los recipientes o que no basta la acción simple de mantenerlos vacíos una vez que no se usan.

Desde la mirada de los medios de comunicación, ya sea de organismos de salud oficiales o públicos la idea de que los estados inmaduros de *Ae. aegypti* se desarrollan en el agua es correcta, pero lo que no siempre está claro es respecto al tipo de agua, se insiste en que ésta sea limpia. Sin embargo las larvas necesitan alimentarse, por lo que debería contener algas y microorganismos. En una publicación de Perú: "Rpp Noticias" se informa que "El mosquito o zancudo llamado *Ae. aegypti* se forma por el agua acumulada en cubetas y recipientes". Lo que implica la idea de generación espontánea también encontrada en otros textos. Respecto a las otras especies de mosquitos se encontró referencias a que estos se crían en la maleza o pasto (por ejemplo Secretaría de Salud, México, 2015).

Mosquitos adultos

En la mayoría de los trabajos no se incluyen interrogantes sobre los lugares de reposo de los imagos, posiblemente porque es un conocimiento empírico que cualquier persona tiene por experiencia directa, y en muy pocos, sobre el horario de actividad de los mosquitos. Se encuentra información sobre el *Ae. aegypti* desde los medios de difusión públicos y privados, con énfasis en que su actividad se desarrolla al amanecer y al atardecer y en pocos casos, también durante la noche si existen fuentes de luz en el interior de las viviendas. Sin embargo, es preciso aclarar que las hembras se alimentan en cualquier momento del día en el interior de las habitaciones. Con respecto a *Anopheles* y otros mosquitos no se encontraron trabajos en relación a las concepciones que puedan tener las personas.

El aumento del número de mosquitos se atribuye a las lluvias y el calor, a la basura acumulada, al exceso de vegetación, a la presencia de desagües y charcos, recipientes con agua descubiertos, la cría de animales y a la falta de fumigación. Una idea generalizada es que si la casa está limpia, los mosquitos no proliferan, por lo que la presencia de los mismos se debe a la "gente sucia" que vive en las cercanías o a los sitios baldíos. Esta actitud puede llevar a la estigmatización, causalidad en "los otros", o negación de la entrada a la vivienda para actividades de vigilancia o control.

Enfermedades y transmisión

El conocimiento de que el dengue es transmitido por mosquitos está incorporado por la población, en especial en las regiones donde la enfermedad es una realidad. En algunos casos dengue y *Ae. aegypti* son tomados como sinónimos: "me picó el dengue", "¿no le habrá mordido el dengue y por eso tiene fiebre?". No hay una idea clara que se trata de una virosis y es así que se piensa que los mosquitos "son animales que producen dengue". Pocas son las personas que saben que los culícidos pueden transmitir otras enfermedades como la fiebre amarilla y la malaria y desconocen que *Culex*, "el mosquito común de las casas" puede ser vector también de patógenos. Esta falta de conocimiento se debe a que la información que se proporciona a la población se centra principalmente en aquellas patologías que representan un riesgo evidente y cercano y no en aquellas probables o emergentes.

Respecto a *Anopheles*, parte de la población lo identifica como transmisor de malaria (aunque no lo diferencie de otros mosquitos). Así, en Guatemala, el grupo étnico garífuna asigna este papel a los mosquitos, pero creen que la malaria se produce por introducir en la sangre la suciedad de los lugares en que viven o por haber picado con anterioridad a un sapo o culebra adquiriendo de ese modo la ponzoña. Algunas personas piensan que la malaria es transmitida por beber agua contaminada.

Esta percepción es muy antigua y justamente se denominó a la patología producida por los plasmodios malaria o “paludismo”, palabra derivada del latín: *palus* (laguna) ya que se creía que la enfermedad era consecuencia de la putrefacción que se produce en los pantanos o cuerpos de aguas lénticos. El término malaria, que significa “mal aire” fue dado por Torti en 1753, en consonancia con la idea de los científicos de esa época que sostenían que se producía por respirar el aire contaminado por las emisiones de gases producidos por la materia orgánica descompuesta de las aguas estancadas (Bueno Marí y Jiménez Peydró, 2010).

Prevención y factores de riesgo

La población reconoce dos niveles de prevención: el personal y el ambiental. El uso de repelentes, ropa adecuada, usar sahumerios, pesticidas agrícolas, echar insecticidas, tela metálica en puertas y ventanas y usar mosquiteros. Estos tres últimos métodos en la mayoría de los casos, si bien se conocen, no son utilizados debido a su costo. Otras acciones son matar las larvas y “abatizar”, usar cloro en las piscinas (medida no efectiva si no se filtra el agua o la pileta está en desuso), vivir en edificios altos, usar aire acondicionado y ventilador. El saneamiento ambiental, entendido como evitar acumular recipientes u otros objetos en desuso, tapar y lavar los que se usan para conservar agua, cambiar el agua seguido, evitar la formación de charcos, rellenar y canalizar los criaderos, limpiar bien la vivienda y podar los árboles. Del análisis de algunas encuestas surge que son las mujeres las que se ocupan de implementar las medidas de prevención.

En las zonas donde hay dengue y malaria se cree que todos los recursos antes mencionados sirven para evitar ambas patologías. En relación a la malaria, además, las acciones se condicen con la percepción de la influencia del ambiente y es así que se sugiere evitar las aguas estancadas.

En cuanto a los factores de riesgo, tienen relación directa con el conocimiento o creencia de cuáles son los posibles criaderos: los floreros y otros recipientes con agua, el agua estancada, los tanques de agua sin tapa, la ausencia de cloacas, la abundancia de vegetación, malas condiciones de higiene, los pozos, el barro, lugares oscuros y cerrados y la basura.

Fuentes de información

Las personas encuestadas refieren haber adquirido información acerca del dengue o la malaria mediante los medios de difusión como la radio, la televisión, los diarios, la escuela, los vecinos o familiares y por los folletos y charlas que brindan los propios encuestadores o los agentes municipales encargados de la fumigación o el saneamiento ambiental. A pesar de que en los centros de salud hay afiches informativos este recurso no es mencionado. En Argentina, en los medios de transporte de larga distancia se proyecta un video informativo con el lema “sin mosquito no hay dengue”, pero no se encontró referencia sobre el impacto que pueda producir.

Un aspecto a tener en cuenta es el horario en que la población se informa a través de los medios de modo que ese dato sea utilizado en el diseño de los *spots* de campaña de prevención.

Control

Una idea extendida es que el control y las medidas preventivas deben ser efectuadas por el Estado. Son los agentes municipales los que deben encargarse de eliminar los criaderos de las calles, los baldíos y las plazas. Esta postura deriva del hecho de que durante mucho tiempo se procedió a la fumigación en las épocas de epidemias y en el caso del dengue, en particular, también al descacharrado. Los medios, y muchas veces los propios funcionarios de gobierno, refuerzan el concepto con las imágenes que acompañan las notas periodísticas sobre control de las enfermedades, tal como puede verse en cualquier medio de publicación en el momento de generarse epidemias o para prevenirlas cuando existe amenaza de las mismas. En algunos casos los pobladores opinan que la acción de revisar las viviendas no tiene sentido si no se soluciona el problema de recolección de la basura y la falta de cloacas.

Existe una conciencia generalizada de que es responsabilidad personal eliminar los criaderos dentro de su propiedad, pero no tiene sistematizada esta práctica y la frecuencia con que se realizan las acciones es azarosa. Otra idea dominante es que el problema deriva de personas que no limpian sus viviendas, con lo cual se transfiere en el otro la culpa. La acción conjunta entre pobladores y estamentos oficiales en la mayoría de los casos no se plantea, tampoco hay una noción de responsabilidad por el deterioro de los ambientes públicos. La basura que se acumula en los sitios baldíos o espacios verdes se sostiene que es por falta de recolección municipal y no se asume que son los propios vecinos los que arrojan los desechos en esos lugares.

Discusión y conclusión

En el diseño de las campañas de control vectorial se debe en primer lugar interiorizarse sobre las creencias y comportamiento de la comunidad a la que va dirigida. En las encuesta se debe partir de las ideas y saberes sobre la enfermedad, ya sea dengue o malaria, que tiene la población, así por ejemplo, en Guatemala algunos grupos étnicos asignan a la malaria múltiples causas entre las cuales el vector es una más (Méndez Nelson, 1995). La falta de conocimiento de este punto hará que el contenido a transmitir no tenga significado y por lo tanto no será motivador. Otro aspecto prioritario es indagar sobre cuáles son las prioridades de la comunidad y las condiciones de infraestructura en las que viven, sin lo cual no se podrán responder los porqué de las actitudes y comportamientos o se propondrán soluciones que no son factibles de implementar por el individuo y la comunidad.

Tal como lo señalan Cavalcanti Lefevre *et al*. (2007) la incorporación de conocimientos se dará cuando las personas con comprensión plena y voluntariamente acepten y asuman como propios, frente a sus contextos de vida, los objetivos de los programas de control y prevención. Así por ejemplo, las concepciones culturales sobre el dengue no favorecen la participación comunitaria de autogestión en los diseños de las campañas preventivas verticales y generan por lo tanto, barreras para la modificación de prácticas comunitarias e individuales de prevención y control (Caballero Hoyos *et al*., 2006). Por otra parte, la percepción de que es responsabilidad del estado el control y no como una acción conjunta con la comunidad, puede condicionar que no se tomen medidas para evitar la proliferación de los vectores ni se comprenda el trabajo antivectorial al no corresponderse con las expectativas que se tienen (De la Cruz *et al*., 1999).

En segundo lugar es necesario revertir dos ideas que predominan tanto en la comunidad como en los mismos capacitadores o agentes de salud: que la limpieza del hogar es suficiente para controlar a los vectores y que el problema se circunscribe a los barrios carenciados. Este último punto se pone en evidencia cuando se analiza en qué sectores se realizan las encuestas. En la mayoría de los trabajos no se incluye a los barrios más céntricos o con todos los servicios. Sin embargo, en estas viviendas se encuentran floreros, porta macetas, recipientes con agua para las mascotas y diversos objetos olvidados o abandonados en patios y jardines. Por otra parte, sus habitantes son los que tienen mayores posibilidades de moverse a otras regiones, ya sea por trabajo u ocio y favorecer así la circulación de arbovirus.

También es necesario modificar la idea de que *Ae. aegypti* solamente se alimenta de día. Reforzar el conocimiento de que los huevos son adheridos a las paredes de los recipientes y es por eso el cepillarlos es más relevante que distinguir las larvas y adultos, ya que cualquier mosquito debe ser eliminado por ser capaces de transmitir otros patógenos y parásitos, tal es el caso del complejo *Culex* que son vectores del virus del Nilo, de la encefalitis equina, entre otros y *Dirofilaria immitis* (Leidy) a cánidos, felinos y ocasionalmente al hombre. Al respecto, se pueden mencionar los brotes de encefalitis de San Luis, ocurridos en Córdoba en 2005 y en San Juan en 2011 y los casos en Buenos Aires, Entre Ríos, Santa Fe, Chaco, Tucumán y Jujuy; los que originaron ya dos notificaciones de alertas por el Ministerio de Salud de la Nación (www.msal.gob.ar, abril 2015) .

Ante el surgimiento de brotes de dengue a fines del 2015 y principios del 2016, en gran parte de América, se pone en evidencia que falta profundizar el conocimiento de los patrones culturales relacionados a la salud, enfermedad y vectores, realizar mayor número de trabajos en este sentido y transferirlos de modo eficiente a los responsables del diseño de acciones con la comunidad. Es fundamental incorporar en la población el concepto de promoción de la salud y salud ambiental como algo propio. La internalización de que somos cada uno de nosotros, junto a nuestra comunidad los gestores de bienestar, sin que ello signifique deslindar al estado y otros actores corporativos de su responsabilidad, es una necesidad para que las acciones resulten más efectivas y sostenidas en el tiempo.

Bibliografía

1. Álvarez J. 2002. Estudio de las creencias, salud y enfermedad. Análisis Psicosocial. Trillas, México.
2. Bar A, Zapata, L. 2008. Teorías Intuitivas sobre el dengue en áreas urbanas de la ciudad de Corrientes. Jornadas de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. UNNE. Resistencia. Disponible en: http://www.unne.edu.ar/cyt/2002/cyt.html.
3. Benítez-Leite S, Machi ML, Gibert E, Rivarola K. 2002. Conocimientos, actitudes y prácticas acerca del dengue en un barrio de Asunción. Rev Chil Pediatr. 73: 64-72.
4. Bueno Marí R, Jiménez Peydró R. 2010. Crónicas de arroz, mosquitos y paludismo en España: el caso de la provincia de Valencia (s. XVIII-XX). Hispania. 70: 687-708.
5. Caballero Hoyos RC, López TT, Villarreal FC, Lucatero AP, González MA, Coutiño BL. 2006. Concepciones culturales sobre el dengue en contextos urbanos de México. Rev Saude Pública. 40: 126-33.
6. Lefèvre AMC, Ribeiro AF, Marques GRAM, Serpa LLN. Lefèvre F. 2007. Representações sobre dengue, seu vetor e ações de controle por moradores do Município de São Sebastião, Litoral Norte do Estado de São Paulo, Brasil. Cad Saúde Pública. 23: 1696-1706.
7. De La Cruz AM, Figueroa D, Chacón L, Gómez M, Díaz M, Finlay CM. 1999. Conocimientos, opiniones y prácticas sobre *Aedes aegypti*. Rev Cubana Med Trop. 51: 135-137.
8. Dirección General de Promoción de la Salud. 2013. Resultados de investigación basada en encuesta en hogares de la XI Región Sanitaria, Central y la XVIII Región Sanitaria, Capital, para identificar mensajes clave y medios necesarios para el fortalecimiento de la comunicación y la educación en la prevención y el control del Dengue. Paraguay. 1-38.
9. Forero DA, Chaparro PE, Vallejo AF, Benavides Y, Gutiérrez JB, Arévalo-Herrera M, Herrera S. 2014. Knowledge, attitudes and practices of malaria in Colombia. Malar J. 13: 165.
10. García Sierra P. 2000. Diccionario Filosófico. Biblioteca Filosófica. España.
11. Griffith M, Rovira J, Torres R, Calzada J, Victoria C, Cáceres L. 2015. Conocimientos, actitudes y prácticas sobre la malaria en la población indígena Guna de la comarca de Madungandí, Panamá, 2012. Biomédica. 35: 480-495.
12. Helman C. 2007. Culture, health and illness. Hodder Arnold, Londres, Inglaterra: CRC Press.
13. Mastrangelo A. 2013. El agua no se le niega a nadie: Estudio social sobre la prevención del dengue en un barrio de Clorinda, Formosa, nordeste argentino. En: De Prácticas y Discursos. Cuadernos de Ciencias Sociales Año 2 Nº 2. Resistencia: Universidad Nacional del Nordeste - Centro de Estudios Sociales. pp. 1-20.
14. Magnani C, Guimarães Oliveira B, Dias Gontijo E. 2007. Representações, mitos e comportamentos do paciente submetido ao implante de marcapasso na doença de Chagas. Cad Saúde Pública. 23: 1624-1632.
15. Méndez Nelson C. 1995. Creencias y actitudes hacia la malaria y servicios antimalaricos en tres grupos étnicos de Guatemala. Espacio Abierto. 4: 1-13.
16. Organización Panamericana de la Salud. 2011. Sistematización de lecciones aprendidas en proyectos COMBI en dengue en la Región de las Américas. Costa Rica: OPS/OMS. 1-101.
17. Pérez L, Suárez M, Murcia L, De la Hoz F, Olanos VA, Brochero H, Toro P. 1999. La malaria en el Amazonas: conocimientos, prácticas, prevalencia de parasitemia y evaluación entomológica en mayo de 1997. Biomédica. 19: 93-102.
18. Rodríguez AD, Penilla RP, Henry-Rodríguez M, Hemingway J, Betanzos AF, Hernández-Avila JE. 2003. Knowledge and beliefs about malaria transmission and practices for vector control in Southern Mexico. Salud Pública de México. 45: 110-116.
19. RppNoticias 2015. Disponible en: www.rpp.pe.
20. San Martín JL, Brathwaite-Dick O. 2007. La estrategia de gestión integrada para la prevención y el control del dengue en la región de las Américas. Rev Panam Salud Pública. 21: 1-9.
21. Secretaría de Salud. Gobierno del Estado de Jalisco. 2015. Disponible en: www.prevenciondengue.jalisco.gob.mx.
22. Schweigmann N, Rizzotti A, Castiglia G, Gribaudo F, Marcos E, Burroni N, Freire G, D'Onofrio V, Oberlander S, Schillaci H, Gómez S, Maldonado S, Serrano C. 2009. Información, conocimiento y percepción sobre el riesgo de contraer el dengue en Argentina: dos experiencias de intervención para generar estrategias locales de control. Cad Saúde Pública. 25: 137-148.
23. Sojo-Milano M, Cáceres GJL, Sojo-Milano E, Rondón L, González C, Rubio N. 2008. Conocimientos, prácticas y percepciones sobre malaria en la parroquia Yaguaraparo, estado Sucre, Venezuela, 2004. Bol Ma. y Salud Ambiental. 48: 61-71.
24. Ventosilla P, Torres E, Harman L, Saavedra K, Mormontoy W, Merello J, Infante B, Chauca J. 2005. Conocimientos, actitudes y prácticas en el control de malaria y dengue en las comunidades de Salitral y Querecotillo, departamento de Piura. Mosaico Científico. 2: 65-69.

La comunicación en tiempos de dengue

Oscar D. **Salomón**

Instituto Nacional de Medicina Tropical. Puerto Iguazú, Misiones.

dsalomon@msal.gov.ar

Se analizaron las notas publicadas en el diario La Nación, entre el 2/6/2015 y el 1/6/2016, recuperadas bajo el localizador "dengue". Los ejes seleccionados para su discusión en relación con la estrategia discursiva fueron: la identificación del emisor y del receptor conceptual del mensaje, la distribución de abundancia en el tiempo de los casos notificados y de las noticias, la legitimidad de las voces en el contexto político de la epidemia y su réplica en las redes sociales. En relación con el contenido se analizó: el uso de las imágenes y de la relación dengue/Zika-insecticidas, la cuantificación de casos, la alteridad y reificación de los casos, las acciones indicadas y los actores involucrados, el uso de jerga técnica y los conceptos confusos, las innovaciones técnicas oportunistas, y los escenarios perielectorales como factores de riesgo. Se concluye sobre la necesidad de diferenciar las estrategias utilizadas para desarrollar información y para generar noticias, tanto por los productores de las mismas como por sus replicadores, discriminar la información y las recomendaciones según las expectativas de lectores reales y su capacidad de agencia real para cumplirlas, y crear en los períodos interbrote cuerpos técnicos de asesoramiento donde los actores académicos y programáticos de diferentes niveles jurisdiccionales definan explícitamente sus responsabilidades frente al objetivo común de la prevención y control, y establezcan un flujo de información consolidado con los comunicadores.

Introducción

En una revisión sistemática sobre comunicación de riesgo en escenarios epidémicos se describe que, en el contexto de brotes de enfermedades emergentes, las instituciones de salud y sus profesionales sufren la sobrecarga de tener que dar malas noticias, tratar con incertidumbres científicas y plazos demandantes, implementar nuevos protocolos y prácticas, atender a la investigación en salud y a los cambios en el entrenamiento profesional, abrir canales de comunicación, y promover las asociaciones que puedan conectar las dependencias asistenciales con las comunidades locales y con los diferentes segmentos de la sociedad (Schiavo *et al*., 2014). De esta manera, durante una epidemia, entre las múltiples tareas de los agentes de salud se incluye el tema de la comunicación en calidad de generadores-emisores de información. En el mismo sentido, en el sitio de la Organización Mundial de la Salud (OMS - http://www.who.int/risk-communication/en/) la búsqueda del término "comunicación de riesgo" refiere 2180 documentos (15/06/2016) con 9 manuales o guías, y es el campo de competencia de las publicaciones periódicas *Health Communication Science Digest* (*CDC*), *Journal of Health Communication, Health Communication, Journal of Communication in Healthcare* y *Journal of Health Risk and Society.*

Sin embargo, en los escenarios reales de las emergencias los actores del sistema no sólo producen información, sino que también la reciben de otras fuentes, y reaccionan dando respuestas condicionadas por dichos mensajes. Para comprender mejor este proceso, y poder generar propuestas de cambio, en este trabajo analizaremos lo ocurrido durante la epidemia de dengue 2015-2016 en Argentina, mediante un estudio de caso restringido: notas publicadas en la edición impresa y *online* en un medio gráfico nacional, La Nación, entre el 2/6/2015 y el 1/6/2016, recuperadas bajo el localizador dengue (312 artículos, editoriales y cartas de lectores), exceptuando espacios publicitarios.

La elección del periódico se relaciona con una particularidad de este brote, haber ocurrido en período electoral, por lo que en los medios locales y en gran parte de los nacionales el discurso político se combinó con el reclamo o justificación sanitaria, tema que merece un análisis en sí mismo. La Nación no estuvo exenta al contexto electoral, lo que será descripto y comentado más adelante, pero cuenta a su vez con periodistas especializados, lo que presupone mayor objetividad en el tratamiento de los temas. Una objetividad que siempre es relativa, por ser la salud pública un tema esencialmente político, pero que puede ser distanciado de la coyuntura partidaria inmediata. Por otra parte, se realizó un análisis

de aspectos semióticos básicos, antes que un análisis del discurso exhaustivo de contenidos y calidad de los mismos, pues entendemos que este debe ser el paso preliminar para contribuir a una discusión que conduzca a estudios más amplios. Las transcripciones de texto están en itálica, las comillas pertenecen a la redacción original, y la fecha se agrega entre paréntesis, sin referencia al año pues no hay superposición posible en el período seleccionado.

Los dos primeros artículos del año 2015, cuando no se hablaba aún en los medios del riesgo de brote, tratan de deficiencias en el acceso al agua segura, señalan áreas geográficas con presencia de vector y antecedentes de dengue, y utilizan como fuente agencias nacionales e internacionales (6/6). En el último artículo del año 2016, cuando ya la gripe A era el tema del momento, un funcionario del Ministerio de Salud recomienda actividades de control en los criaderos de vectores durante el invierno, y anuncia la campaña para la próxima primavera (1/6). Así, en los dos extremos del período estudiado, voces oficiales, directas o intermediadas, señalan los problemas estructurales asociados a la determinación social del riesgo de infección, y las tareas preventivas durante la etapa de baja circulación viral. Si ese fuera el tenor de las otras 309 notas poco quedaría por decir, pero entre ambas ocurre la epidemia y fenómenos pendulares asociados con lo que Folgueras denomina *entre la emergencia y el ocultamiento* (14/2), Espetche *entre los diagnósticos y la paranoia* (16/4), o aquí preferimos utilizar el par de términos más descriptivos de la oscilación de los sistemas de salud ante las emergencias, entre el coma y la histeria, par que suele alcanzar su síntesis dialéctica en el coma histérico.

Mientras el brote no está

La primera nota sobre la epidemia informa sobre 280 casos en Misiones (6/1), aunque el patrón de casos registrados por el sistema nacional de vigilancia, de acceso público, alertaba sobre la situación con antecedencia (Fig. 1). Desde junio del 2015 hasta la aparición "súbita" de más de un centenar de casos se publicaron 14 notas, nucleadas en los siguientes temas:

a) Agua: Las dos ya referidas sobre el acceso al agua, que luego de señalar los problemas en hogares de Santiago del Estero, Formosa, Chaco y asentamientos de Misiones, interpelan a una autoridad o agente impreciso, *bocas secas que piden a gritos que alguien -el que sea responsable, el que se conmueva- deje circular más agua* (6/6).

b) El riesgo está en el extranjero: el período junio-julio incluye artículos para los peregrinos que viajan a Paraguay en relación con la visita del Papa, donde se describen recomendaciones de protección personal, y se asocia el tema a los insecticidas, *el predio (...) donde Francisco oficiará la misa central debió ser fumigado* (9/7). En diciembre se reiteran las recomendaciones a los turistas que viajen a Brasil o el Caribe para protegerse de la infección por Zika. En ninguna nota hay recomendaciones para acciones locales.

c) Ciencia y tecnología: se publican dos notas sobre el premio L'Oreal-UNESCO otorgado a la Dra. Gamarnik (7/10 y 8/10), que se reiterarán cuando lo recibe (23/3 y 24/3), y una nota sobre el premio UBATEC 2015 al equipo de Dr. Rodríguez Talou (5/11). Los artículos del 17/11 sobre una innovación tecnológica de Microsoft, y del 9/12 sobre la vacuna Dengvaxia™ de Sanofi, serán comentados más abajo en la sección ciencia, tecnología y oportunismo. En ninguna nota se informa sobre contexto de riesgo local.

Quién emite y quién recibe el mensaje

Los criterios seleccionados para el análisis se presentan en la Tabla 1. Bajo el encabezado "quién" se discrimina la frecuencia de notas según emisor del mensaje, sea directo en nota firmada por un autor o una agencia, o indirecto por repetición o entrevista a funcionarios o expertos. En el caso del encabezado "a quién", asumiendo que siempre la comunidad es la receptora final, se contabilizaron los casos donde se reclama explícitamente al estado, usualmente no discriminado semánticamente del gobierno.

Tabla 1. Frecuencia de criterios en notas de La Nación, localizadas con el término dengue, entre el 2/6/2015 y el 1/6/2016 (n: 312).

Criterios	Frecuencia
Quién	
Cita funcionario/dato oficial	122
Nota firmada	79
Agencias periodísticas	32
Experto empresas/ONG/autolegitimado	19
Experto Academia	15
A quién	
Interpelación directa a estado	45
Sección	
Sociedad	200
El mundo	30
Opinión	27
Deportiva	17
Wall Street Journal	6
BBC	4
Imagen	
Aedes adulto	69
Insecticidas	40
Infografía mapa	18
Repelentes	11
Infografía criaderos	5
Infografía síntomas	4
Phlebotominae	4
Cita en nota	
Dengue	224
Zika	147
Chikungunya	104
Fiebre amarilla	15
Cuantificación de casos	126
Extranjero	119
Criaderos *Aedes*	70
Repelentes/Protección personal	56
Fumigación	56
Microcefalia	53
Tecnología	18
Centrado en política	17
Lista explícita de recomendaciones	15
Vacunas	12
Larva	8
Diagnóstico	6
Riesgo transmisión de infectado	5

Desde los primeros casos informados (6/1), todas las notas reprodujeron entrevistas textuales a funcionarios e incluso gacetillas de la agencia oficial. Esa continuidad se rompe con la muerte de una jubilada en Puerto Iguazú (19/1), por un presunto dengue, atendida en un Hospital de Brasil. La reproducción textual pasa al discurso de los amigos *"era una persona buenísima (...). Para colmo, una sobrina embarazada al parecer, presenta los mismos síntomas"*, o la voz indignada de un sacerdote, hermano de la víctima, *"el Gobierno gastó dinero en campañas políticas, pero ahora no dispondría de la cantidad de reactivos en una ciudad turística de 90.000 habitantes. Solo hay una camioneta para fumigar"*. Esta nota es un punto de quiebre en varios sentidos (Fig. 1), pues no hay espacio de réplica ni voz oficial, aunque se cuestiona al hospital local y a la vigilancia, pues la muerte *no fue confirmada oficialmente por las autoridades sanitarias* (el cuadro clínico no correspondía a dengue).

A partir de ese momento los artículos cambian su destinatario de acuerdo al autor del mismo. Las notas firmadas por especialistas en temas científicos, 16 de 79 notas firmadas, generan información para la comunidad, pero aparecen también las notas de periodistas que actúan como reclamadores seriales al gobierno, que buscan la noticia antes que información, con 46 de 79 notas, agrupadas en dos autores. El 3/2, 12/2 y 16/3 nuevamente se cuestionan muertes no confirmadas por el sistema público, la primera caracterizada como dengue en una clínica privada de Posadas, aunque había un diagnóstico confirmado de meningitis bacteriana, y aun en la tercera, cuando hay confirmación oficial, es *"el mismo funcionario que anteriormente desmintió la muerte -por causas similares"*. Desde el 1/4 se incorpora la apelación por una muerte en Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA), que el 2/4 ya tiene 4 notas relacionadas, sobre *una maestra muy querida - los docentes reclaman un plan para evitar*

dengue en las escuelas - reclamaron que "no se oculte información"(...) el único problema de salud que tenía era diabetes (26/4).

La estructura discursiva utilizada en las notas de reclamo cuantifica casos o muertes con fotos de los muertos, descontextualiza el discurso de los funcionarios (fragmentos replicados de llamados radiales) señalando sospechas o subrayando discrepancias, y otorga voz directa a las otras voces, la de las víctimas del estado ineficiente y la de los héroes que lo denuncian y lo remplazan. Se colocan entre comillas las angustias de la comunidad, de enfermeras antes que médicos *dice una de las empleadas, donde se anuncian las pacientes (...) "No se estaban notificando los casos por una sobrecarga en las consultas por síndrome febril", admite* (3/2), de expertos de ONGs, como en la nota con el título *rincones olvidados: los que llevan salud a donde nadie llega* (11/2), y de personajes autolegitimados como expertos mediáticos (12/2). En el caso de las ONG, a conceptos acertados sobre problemas estructurales y coyunturales, se incorpora la problemática del cambio climático y uso de agrotóxicos - disminución de anfibios - *Esto podría explicar, también, la mayor proliferación del Aedes aegypti* (24/3).

Cuando el problema llega a Buenos Aires *buscan evitar una crisis de salud,* con foto de fumigador y embarazada en asociación implícita con Zika (3/3), se repite de fuente oficial la casuística, pero *eso incluye un subregistro del que aún se desconoce el alcance.* En Vicente López (Bs. As.) los vecinos *se quejaban de que el municipio no había fumigado,* y ahora los protagonistas reclaman a la corporación médica por diagnósticos errados a pesar de la sospecha acertada de los pacientes, *"es como si una tuviera que insistir con los doctores (...). A otra mamá del colegio le pasó lo mismo y los médicos le negaron hacerse el estudio del dengue, que finalmente fue positivo"* (4/3), mientras ante la renuncia de un director de hospital en Misiones, *espero que el titular de la cartera sanitaria comprenda el estado de indefección* (sic) *que se encuentra la gente (...), justo ahora en que soportamos el pico del dengue* (28/3).

Cuando se declara oficialmente la epidemia desde el Ministerio nacional, aun cuando se entrevista a un funcionario se lo confronta, bajo un manto de desconfianza, *ante la pregunta sobre si los registros epidemiológicos de estos años podrían haberse manipulado* (21/1). Ese mismo día, en un artículo de opinión, la apelación genera incoherencias de discurso, *no es justo echarles la culpa de nuestro retroceso sanitario sólo a las autoridades. Aun suponiendo que tuvieran clara la prioridad. Con muy pocos recursos se habría podido implantar un LAMI.* El servicio de Lucha Antimosquito Integral (LAMI) fue creado por el Dr. Alvarado en 1945, y utilizaba como insecticida el dicloro difenil tricloroetano (DDT).

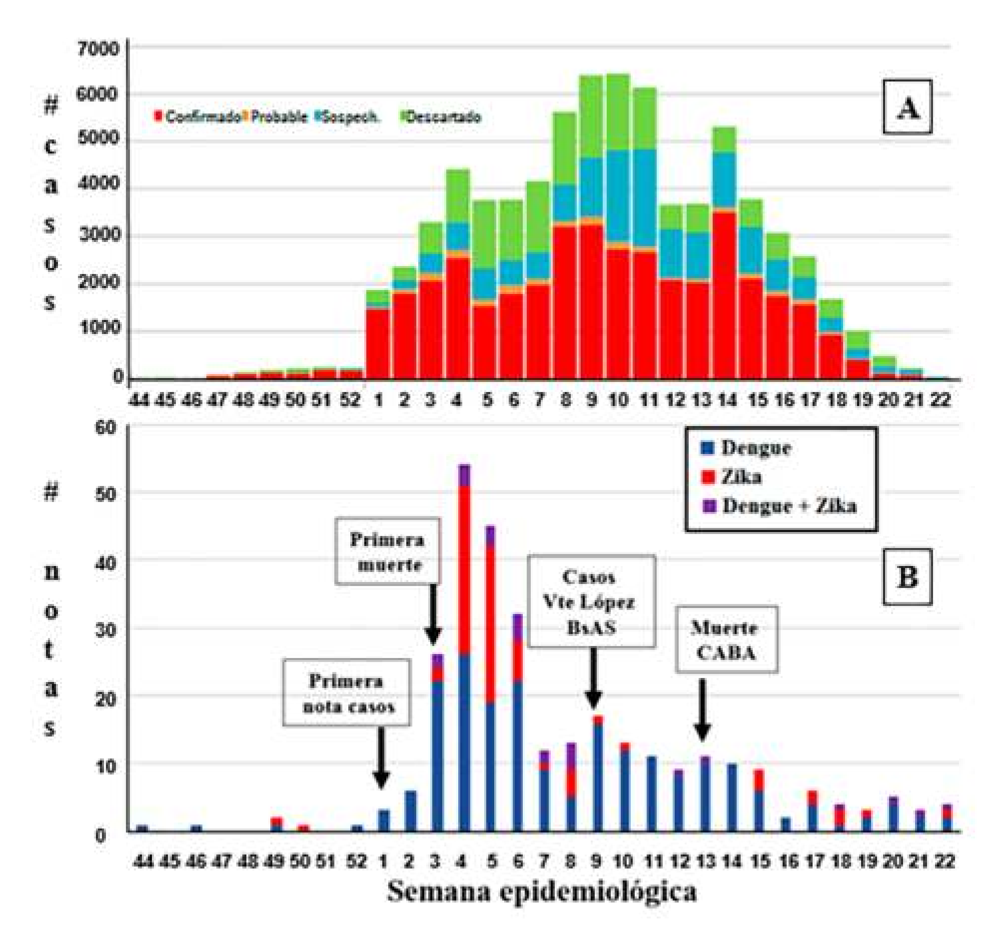


Figura 1. A) Casos notificados según categorías de vigilancia del Ministerio de Salud de la Nación, B) notas aparecidas en La Nación según tema principal, entre la semana epidemiológica 44-52 de 2015 y 1-22 del 2016.
Fuente A) Ministerio de Salud, 2016.
B) Elaboración propia.

Otras voces, otros ámbitos

En el mismo sentido de descrédito del sistema político, las cartas de lectores hacen reclamos vecinales, piden acciones de gobierno ante *espejos de agua y basurales* (14/1, 30/3, 6/4 - 8/4), o enfatizan posturas confrontativas, *me agradaría ver a los funcionarios que tienen responsabilidad en el tema, como los veíamos no hace mucho en plena campaña electoral, no sólo alertando, sino más bien explicando lo que están haciendo -si lo están- para combatir esta epidemia del dengue o como quiera llamarse* (24/1).

El discurso de los expertos académicos, en forma de entrevistas individuales o captura de información de sociedades científicas, aparece luego de la mencionada declaración oficial de la epidemia (20/1 y 21/1). Estas notas son mesuradas de tono aunque no dejan de señalar falencias, *llama la atención la ausencia de avisos de prevención esta vez, porque la epidemia de dengue es cíclica y se podrían haber tomado medidas* (22/1). En la nota del 14/2 el Dr. Folguera explica que en las emergencias se dejan de discutir los temas estructurales, *como los problemas sociales o ambientales, y (se) pasa a discutir formas de generar parches que no van a la resolución del problema (...) hay que evitar los tachitos en las casas, la basura metálica abandonada, hay que evitar los cementerios de autos, etc. Y para hacer esto no necesito del saber científico.* El 15/4 en la entrevista *el Zika desenmascara falencias en la atención de las mujeres pobres de América latina,* se destaca la importancia del individuo virémico en la transmisión, *"¿Por qué nadie aconsejó no viajar? (...) El que sufre dengue tiene la responsabilidad social de no contaminar a los que viven cerca -subraya Goldschmidt.* La autoreferencia, inevitable en este tipo de entrevistas, primó solo excepcionalmente sobre la información pertinente para escenarios epidémicos.

Los funcionarios y fuentes oficiales (no la agencia oficial) siguen siendo citados por los periodistas apeladores, por eso la alta frecuencia de dicho criterio, pero refutados fácilmente mediante la "falacia de los hombres de paja". Por otra parte, las notas firmadas por periodistas especializados, o sin firma, suelen ser más informativas aunque centradas en la emergencia de Zika, y ocasionalmente en forma de entrevista. Precisamente, la diferencia entre noticia e información puede inferirse al comparar el patrón temporal de la casuística, como una campana epidémica normal (Fig. 1A), y la secuencia de las notas encontradas con buscador dengue con una asimetría a la derecha (Fig. 1B), pasada la novedad ya no interesa tanto la epidemia y las medidas que se deben transmitir a la comunidad. Coherente con ello, la sección más frecuente de aparición de los artículos es "Sociedad" (Tabla 1).

Redes sociales

El número de réplicas de las noticias en las redes sociales muestra un interés temático y sesgado según su referencia geográfica-demográfica. El número de comentarios no se analizó, ya que serían más representativos de la sociopatía de los foristas entreverados en debates por temas ajenos al del estudio, que al interés del público receptor. La primera noticia del brote, los 280 casos en Misiones (6/1) fue compartida 90 veces. Sin embargo, aquellas notas que superan las mil réplicas son el riesgo de epidemia en Buenos Aires (13/1) 2.624, el dengue en Vicente López (1/3) 2598, el Whatsapp apócrifo sobre 400 casos un hospital de CABA y su desmentida oficial (1/3 y 2/3) 1.973 y 2.563, las cucarachas como problema que inquieta más que los mosquitos (24/3) 1.496, el itinerario de un habitante de CABA con dengue (9/3) 1.792, y la confirmación de dos muertes en CABA (3/4) 1.294, frente a la muerte de un joven en Salta (4/4) que se repitió 1 vez. Otras notas con más de mil reproducciones aparecen cuando se interpela por primera vez a autoridades por posible muerte por dengue (19/1), el Ministerio de Salud reconoce la epidemia nacional (20/12), o las ONGs muestran que están donde el estado está ausente (11/2). El asueto estatal en Posadas (1/2) se reproduce 173 veces, pero el fracaso de la estrategia (2/2) 1.069 veces. La tecnología como el mosquito transgénico (27/1) resulta un tema atractivo con 1.108 veces de repetición en las redes sociales, pero el máximo absoluto en toda la epidemia lo obtuvo el uso de ranas y sapos para combatir el dengue (13/2) con 3.674 réplicas.

De qué se habla

Una imagen desvaloriza mil palabras

En la Tabla 1 se observa que la foto o el esquema con "las manchas" del *Aedes* adulto fue la imagen más frecuente, en sólo dos casos se presenta un aparte con un mosquito en escala real y en ninguno la larva. Los entomólogos recibimos frecuentemente el "¿era tan chiquito?, porque hay

unos dengues que son así de grandes", cuando hacemos una mostración, sabiendo que el tamaño y el "nivel de ponzoña" son percepciones asociadas. No tenemos conocimiento de alguna evaluación de impacto sobre cambios de comportamiento asociado a la imagen del adulto, repetida también en folletos y carteles. Por otra parte, llama la atención la reiteración en artículos sobre dengue, con diferentes firmas, de la imagen de archivo de un flebótomo, la primera vez (19/1) con un pie de foto que dice *picadura de dengue*, mientras el mismo día otras fotos reproducían al *Aedes*. Las fotos de archivo asociadas a insecticidas, a su vez, van aumentando a medida que crece la epidemia, en artículos sobre Zika o aun en algunas notas que se habla de la mayor efectividad de otras medidas de control.

Pregunto cuántos son y que vayan pasando

La necesidad de cuantificar casos y muertos es parte de la estructura narrativa de la noticia por encima de la información. Tampoco los funcionarios logran explicar adecuadamente el tema de los números registrados frente a los casos reales, así ubican la dificultad en la notificación por los centros privados y jurisdiccionales, que es real, pero es la entrevistadora la que incorpora el argumento sobre la población que no asiste al sistema y por eso no se registra (1/6).

Tampoco se explica la lógica del protocolo de diagnóstico por nexo epidemiológico, *"Cuando el brote está declarado, no se hacen estudios de laboratorio y bastan los síntomas de la enfermedad para que se tome como caso"* (21/1); *"está lleno de casos y nadie dice nada"*(...) *desde el Ministerio de Salud nacional ya habían adelantado a LA NACIÓN que las cifras reales podrían ser dos o tres veces mayores* (30/1), *la oposición (...) denunció (...) a partir de comprobarse la circulación viral se ha dejado de lado la contabilización de los casos* (...). *"Hay muchos casos asintomáticos que no se contabilizan, pero están, por lo que la situación podría ser peor", dice el Ministro* (...). *"Las autoridades esconden muchos datos. Se trabaja con herramientas de 1970 para un dengue de 2016" (...) aseguró un especialista formoseño* (...). *Esquivaron permanentemente responder cuántos casos tiene la provincia* (11/2).

Un tema paralelo, también relacionado con la cuantificación de casos confirmados - probables - sospechosos - descartados, es la falta de claridad sobre los objetivos operacionales de la vigilancia durante una epidemia de dengue, diferentes a los que reclama la noticia apocalíptica diaria o el investigador que pretende a partir de ellos construir modelos. En este último caso se deberían hacer diseños específicos de vigilancia para investigación, con recursos adicionales a los del sistema regular de captación y registro de casos. En la sección *¿Lo qué?*, más adelante, se analiza el impacto que generaron estas falencias del mensaje sobre la cuantificación de casos, junto a la explicación incorrecta sobre el dengue grave, en la demanda de diagnóstico con tipificación de serotipo.

En el otro extremo de la cuantificación, está el fatalismo y naturalización que implica la expresión *llegó para quedarse* (21/1 y 1/6), que transformaría la vigilancia en un procedimiento banal en lugar de una poderosa herramienta para toma de decisiones.

La peste viene de los bárbaros

El mensaje de extranjería del origen, del "otro" como generador de la peste, se va acotando a medida que los límites se acercan, según la localización geográfica del lector-objetivo que se infiere de la réplica en las redes sociales. De esta manera, se comienza ubicando el riesgo de dengue y Zika en Paraguay, Brasil y el Caribe, luego también el dengue viene desde las provincias del norte, luego de las villas y zona sur de Buenos Aires, y cuando ya está en Vicente López en *"la calle del dengue"* (1/3) se identifica a un vecino como el foco del problema (9/3) y los obreros de países vecinos, *en menos de 100 metros hay más de tres obras en construcción con gente que viaja a zonas endémicas*. En el mismo sentido, el riesgo es luego proyectado al carnaval o semana santa, cuando esos "otros" viajan a su lugar de origen, pero después retornan trayendo la peste, así los migrantes portan la enfermedad, mientras a los turistas se les dan consejos de protección para que no se enfermen. Cuando se alerta en cada quincena sobre el recambio turístico, no es para intensificar la prevención, sino augurando un posible aumento de casos (2/3). Un artículo ejemplificador es el que se titula *la familia que pasó sus vacaciones en el corazón de la epidemia de dengue* (30/1), con foto de los exploradores de Buenos Aires que se atrevieron a visitar a los caníbales (Posadas), de pie e íntegros en la puerta del Hospital Muñiz (CABA), donde se elogia la actitud de no haber aceptado la recomendación del sistema público de reposo y *"le pedí a mi marido que sacara los pasajes para volvernos a casa con los chicos" (...)" es como si esta vez los mosquitos se hubieran vuelto resistentes"*. En otra nota sobre turistas se denomina a Recife, Brasil, *la "zona cero" del Zika* (5/2), una expresión con reminiscencias de terrorismo apocalíptico, que remite a la manipulación social de riesgo de las teorías de Ulrich Beck (1992), aunque los mismos turistas invierten la extranjería en su percepción de riesgo relativo, *"creo*

que en Entre Ríos, con las inundaciones que trajeron dengue, víboras, alacranes y hasta yacarés, corremos más peligros que acá" (...) "como está al lado del mar no hay casi mosquitos, así que no estamos preocupados".

De la misma manera, el verdadero riesgo para el lector ideal urbano no es el dengue, sino las cucarachas (4/3), o la inseguridad, *el primer temor que aparece entre los vecinos al recibir la noticia del caso de dengue en la cuadra, no es el miedo al mosquito sino el temor a la inseguridad. Por eso, la brigada (fumigadores...) acude visiblemente identificada* (4/3).

Los señalan: feos, sucios y enfermos

La segregación espacial no es suficiente, la "otredad" debe tener también componentes adicionales de rechazo social, entonces aparecen asociados al dengue los términos suciedad / higiene / desinfección (16/1, 19/1, 20/1, 24/1, 16/3), generando la falsa tranquilidad de las "casas limpias" aunque tengan criaderos prolijamente ordenados. Se señalan las villas urbanas, *no hay servicio de agua corriente, y los niveles de higiene y seguridad son insuficientes, por lo cual resulta imprescindible fumigar y sanear esos lugares* (23/1), y recomendaciones como *"se hace necesario adoptar las necesarias medidas de higiene en toda la población para evitar el contagio"* (14/1), *el ministro instó a los vecinos para que "adhieran y limpien sus domicilios"* (30/1). En el espacio patrocinado por el gobierno de CABA, *diez consejos para protegernos del virus del dengue, el Zika y la fiebre chikungunya* (17/2), con foto de rociadores con ropa de protección, uno de los mensajes de la lista de recomendaciones, replicado luego en numerosas ocasiones por el periódico, es: *"Reforzar la limpieza del hogar - Limpiar frecuentemente todas las superficies interiores y exteriores de la casa"*. La nota desde un pueblo de Paraguay, sobre el concurso radial *Mister Puerco y Miss Puerca*, que identifica a *aquellos pobladores que no limpian sus patios o baldíos y que, por ende, son considerados como "los más sucios"* (16/2), refuerza el concepto de higiene-dengue, aunque también muestra como en comunidades pequeñas el control social puede contribuir a medidas con buen impacto colectivo, mientras en Vicente López la identificación y foto de un patio sucio especifico (1/3) funciona como acusación y descarga de responsabilidad.

La cortina de humo

El tema insecticida - espacios abiertos es recurrente en funcionarios, periodistas y comunidad con mayor o menor incorporación acertada de mensajes sobre los criaderos: *"Está bárbaro que fumiguen (...). Acá vive mucha gente amontonada y está lleno de cacharros con agua estancada"(...) "¡Al autódromo tienen que ir a fumigar! (...) ¡Está repleto de gomas de auto tiradas en el piso, y ahí se estanca el agua!"* (29/1). Cartas de lectores se preguntan: *"¿De qué vale que los particulares cumplan con todos los recaudos que se aconsejan si a las puertas de sus casas tienen estas aguas estancadas?"* (29/1), *"sería bueno que a las autoridades competentes se les ocurriera fumigar toda la zona costera"* (7/3), y rescatan las intervenciones realizadas en los '50 por Ramón Carrillo *"volver a las fumigaciones masivas y sistemáticas y, (en el caso del dengue), también la aplicación de la vacuna que ya se está usando en Brasil. No sólo eliminar recipientes con agua"* se lee en una carta legitimada en la firma como "Dr." (13/3). Otras cartas relativizan las acciones sobre criaderos que pasan *"a no tener tanta importancia como las permanentes idas y venidas de estos monstruos del mar (cruceros turísticos). Acudí a la Fiscalía (...) Policía (...) y hasta me comuniqué con Migraciones (...) y nadie hizo nada"*, resaltando el descubrimiento personal sobre la programación estratégica que debería mostrar el estado (30/1).

El dónde se deben hacer las intervenciones, identifica los sitios como los pastizales como los de mayor riesgo: *"Estamos articulando con el Ministerio de Ambiente para comenzar a fumigar zonas de mucha vegetación"* (20/1), *fumigan parques y plazas para combatir el avance del virus en la ciudad* (26/1), *"desde enero, se estuvieron fumigando espacios abiertos todos los días hábiles (...) "Pedimos una fumigación a control ambiental, porque además de que hay mucha tierra y pasto (...) y estamos a menos de 25 cuadras del Riachuelo"* (3/2), *arrozales empantanados (...) donde probablemente pudo haber sido picado* (28/1). Mientras algunos funcionarios reconocen la fumigación como estrategia secundaria al trabajo sobre criaderos (30/1, 1/2), y otro *agregó que la fumigación "tiene una efectividad del 30 por ciento, mientras que si se realiza una tarea efectiva eliminando los cacharros se elimina el 100 por ciento de los mosquitos"* (22/3), ante el recital del Indio Solari *"se realizará una gran fumigación para prevenir una epidemia de dengue en la ciudad. Esto se debe a la gran cantidad de autos que se espera que lleguen a Tandil desde diferentes puntos del país y que pueden llegar a traer el insecto que transmite dicha enfermedad"* (10/3).

De esta manera, el lugar público de riesgo-fumigación, se utiliza en muchas ocasiones como argumento para relativizar otras intervenciones, o fomentar la "militarización" del control como se

ejemplifica y grafica con la epidemia de Zika en Brasil (27/1). En una nota de opinión, un funcionario municipal el 15/3 insiste *"Hoy se habla de la importancia de la descacharrización, y es una variable que no se puede omitir. Sin embargo, la única manera de detener esta situación alarmante es la fumigación para eliminar el mosquito adulto"*, el comentario pertinente de acciones de control queda diluido por la crítica a la jurisdicción nacional, la única que entonces tendría responsabilidades instrumentales, y se explica en el contexto del cargo político que tiene el emisor, *"Sin embargo, durante 2015, las autoridades sanitarias nacionales no realizaron ninguno de estos programas de control (...), aun cuando el invierno fue cálido (...y ocurrió una) intensificación del régimen de lluvias.*

¿Qué hacer y quién lo hace? el gran bonete.

En el reclamo por la maestra muerta en CABA (2/4), *los docentes exigieron al Gobierno porteño un "plan sistemático de fumigación en las escuelas, provisión de repelentes por alumno y por docente, y que el Ministerio mande cuadrillas a las escuelas que garanticen la descacharrización"(...)". "Los maestros, así como las familias y nuestros alumnos sentimos en carne propia la indiferencia y la negligencia de un gobierno que en materia sanitaria y preventiva sólo ha enviado folletería a las escuelas"; la situación parte erróneamente de asumir que los focos de contagio están en las viviendas (...) como ejemplo basta decir que hasta la semana pasada, cuando murió una maestra, no habían sido fumigadas 300 escuelas en la Ciudad (...) no se pueda explicar la falta de entrega de repelentes y mosquiteros* (13/4).

Aunque son frecuentes las menciones sobre manejo de criaderos de *Aedes*, las medidas de prevención son presentadas como acciones individuales o compartidas en forma ambigua entre individuos y gobierno, *casi todos los veranos se vuelven a detectar personas infectadas y casi todos los años se vuelve a cuestionar la escasa o, en algunos lugares del país, nula prevención y toma de conciencia desarrollada para evitar que la enfermedad avance y se convierta en epidemia* (26/1), o la mezcla de conceptos acertados y confusos como en un espacio patrocinado por un gobierno: *Durante los meses de calor, los mosquitos son una molestia constante en cualquier lugar con agua y vegetación (...). Pero a las picaduras y el zumbido en la oreja a mitad de la noche se le agrega una amenaza real: las enfermedades* (6/1).

En un sentido opuesto, sin evaluar su impacto o propiedad, se describen en algunos artículos actividades de sensibilización en las murgas del carnaval de Gualeguaychú (10/2), iniciativas barriales, *"lo más triste es que la gente sabe qué medidas tomar, pero sin embargo no las lleva a cabo"* (27/2), mensajes durante encuentros de fútbol *los protagonistas del partido se rociaron con repelente para mosquitos, para generar conciencia* (6/3), distribución de folletería por taxistas, *envío de emails y cartas en los cuadernos de comunicaciones de los alumnos de los colegios públicos y privados* y charlas informativas en la calle (10/3 y 18/3). En la nota sobre la limpieza de baldíos contra multa en Posadas, se destaca que de 300 intimaciones un 90 % tuvo éxito (4/2). Por otra parte, asignar toda la responsabilidad al individuo, expresa la intención de deslizamiento de responsabilidad desde el estado y el sujeto social (comunidad) al sujeto aislado o nuclear en su vivienda, *"la acción individual es fundamental para combatir el dengue"* (21/1), *"redoblar la responsabilidad individual de cada uno"* que no es cada otro (22/1), *"la única acción para controlar al mosquito Aedes aegypti y evitar la propagación de la enfermedad es eliminar los criaderos en el ámbito domiciliario"* (16/3).

En el extremo de la irresponsabilidad o responsabilidad ubicua, está la cita frecuente a fenómenos que ni el individuo, ni la sociedad, o el estado tienen agencia inmediata para modificarlos durante una epidemia: cambio climático, eventos climáticos extraordinarios como lluvias y crecidas del río Paraná, y en el exterior el terremoto de Ecuador (2/5), que aumentó el riesgo de *varias enfermedades, entre ellas dengue y Zika, las más populares en el continente*. Ante estos eventos, algunos con modelos predictivos de su intensidad como el fenómeno El Niño, los funcionarios tampoco refieren a planes de contingencia.

¿Lo qué?

Los fragmentos de diálogo transcriptos de funcionarios, en muchas ocasiones, utilizan jerga epidemiológica que, reinterpretada por el lector, antes que información genera dudas cuando no intensifica conceptos erróneos, como *alerta naranja, pasamos de una situación de alerta a la de alarma* (3/3), casos *sospechosos y confirmados, protocolo de diagnóstico, bloqueo de foco, ovitrampas, descacharrado-descacharrizado-descacharreo-deschatarrización.* Un ejemplo de imprecisión: "*es importante que la gente cuide su hábitat*", *precisó la ministra* (20/1).

Los reclamos de diagnóstico de serotipo a todos los casos sospechosos, de cuantificación exacta de todos los casos incidentes, y de tratamiento específico, cuando no de aplicación de la vacuna, son parte del reclamo serial al gobierno, puesto en

boca de la comunidad, “*(En Posadas) los que están más graves quedan internados y al resto, los mandan a la casa* (30/1). Como se comentó en la sección sobre cuantificación de casos, el no explicar la lógica de los diagnósticos por nexo epidemiológico se mezcla en la percepción de periodistas y comunidad, la falta de diagnóstico de serotipo con el riesgo de padecer el dengue grave-letal. En estos casos, denominado aún como dengue hemorrágico, aunque el término no sea apropiado a todos los cuadros fatales, se reitera la inmunidad cruzada como único factor de riesgo, tal el caso de la nota, *¿qué es el dengue y cómo evitar su contagio?*, que cita fuentes de OMS y ministeriales (19/1, 20/1 - 3/2), o *“el hemorrágico es el dengue 4” dice una funcionaria* (3/3). El público reinterpreta entonces el riesgo en la doble infección o doble picadura *“Si me picaba un mosquito infectado otra vez, podía ser más grave, con hemorragias"* (30/1), metonimia de vector por infección que también aparece con un *“me muero si pican a la nena”* (2/3), o el más difícil de interpretar, *desde este momento sos sospechoso de dengue*. *Entonces comienza la convivencia con Aedes aegypti* (9/3).

Aunque el concepto de probabilidad diferencial de padecer dengue grave en primoinfección por diferentes serotipos o en segunda infección por otro serotipo requiere de una idealización más fácil de interpretar si se tiene formación académica, tampoco hay una explicación sencilla desde los funcionarios o periodistas sobre la necesidad de mantener la atención exclusivamente sobre los signos de alarma, se haya o no tenido dengue previamente, por lo que desde el individuo conocer el serotipo infectante no debe ser motivador de la intensidad de los comportamientos de prevención, personales o de impacto social. Sin esta aclaración, es racional que se reclame por la tipificación de serotipo en todos los pacientes, y hasta se haga una marcha *“contra el protocolo”* (Puerto Iguazú), más cuando el discurso hace inferir que no se lo realiza a todos los casos por falta de insumos, *“en los centros públicos de atención en Misiones, se terminaron los reactivos (...). Las guardias recomiendan la ingesta de paracetamol, aislarse bajo mosquiteros, tomar agua y reposo por diez días. Dejaron de brindar asistencia integral. Aquellos que disponen de recursos, ante la amenaza de la peligrosa epidemia. se realizan exámenes en laboratorios privados* (12/2); *"como hay muchos casos, no me pudieron hacer un análisis* (3/3).

En consecuencia, al reclamo destacado en el párrafo anterior, aparecen una serie de notas donde el “verdadero” análisis pasan a hacerlo los laboratorios privados, una señal más de la ineficiencia del gobierno/estado. Los pacientes que llegan *a los hospitales con síntomas sospechosos de dengue y se van a casa sólo con las indicaciones del médico, sin una prueba de laboratorio, pueden llegar a pagar unos 750 pesos por un análisis clínico privado (...) y agregarle las pruebas para los virus del chikungunya y el Zika, puede llegar a gastar unos 2.500 pesos (...) “Como hoy no se les puede hacer la prueba a todos los pacientes, los laboratorios privados están con una demanda muy alta” (...) explicó (...el) presidente del colegio profesional* (4/2); *el Ministerio de Salud (provincial), produce repelentes basados en citronela (...) tampoco alcanza para atender la demanda. El cuadro de situación se agrava, al conocerse que las propias autoridades sanitarias admiten que muchas de las fumigaciones hechas en barrios, escuelas, espacios verdes, utilizaron pesticidas vencidos* (18/2). Todavía el 1/6 una carta de lector reclama *“Quisiera que la autoridad correspondiente me explique por qué los médicos están tan reticentes a pedir la serología para dengue”.*

Ciencia, tecnología y oportunismo

El 17/11 se presenta una innovación de Microsoft, con términos tecnológicos muy atractivos como trampa digital para mosquitos, trampa inteligente, drones, para *prevenir el avance de enfermedades como el dengue o la malaria, e incluso adelantarse a nuevos brotes*, que captura, determina la especie de mosquito, e identifica al virus que lo infecta, porque las estrategias actuales *son similares a las que se usaban hace cuatro o cinco décadas (...) todavía muy manual*, se cita el blog de la empresa y a dos biólogos moleculares de universidades prestigiosas de USA hablando de entomo-epidemiología.

Simultáneas al pico de notas sobre dengue y Zika, aparecen notas sobre mosquitos transgénicos que *prácticamente lograron erradicar la enfermedad (...) cuya comercialización todavía está pendiente de aprobación (...). El municipio recurrió a los servicios de Oxitec "como alternativa" ante el "fracaso" de los métodos tradicionales para combatir el mosquito* (27/1). La voz dominante es el discurso de los representantes de la empresa, los mismos que en otro artículo, de la BBC (29/1), rebaten las reticencias románticas de biólogos con argumentos concretos y prácticos, *aseguró al New York Times que hacer esto salvaría un millón de vidas y solo afectaría la diversidad genética de la familia del mosquito en un 1 %. Y la tecnología para hacerlo ya está disponible*. En otra nota de agencia, del *New York Times* (1/2) se presiona a las autoridades sanitarias (Brasil) para que otorguen la licencia *que le permitiría promocionar activamente su implementación en otras ciudades*, y se cita por primera vez a *Wolbachia*. El 20/5 en artículo del *Wall Street Journal* se refiere a la controversia

para probar el desarrollo de Oxitec en Florida, USA*,* los vecinos se *enfrentan al gobierno* (no a la empresa que recorrió casa por casa explicando el objetivo a diferencia de lo que hizo en Brasil, donde acordó con un intendente). El argumento para oponerse es el impacto potencial sobre el turismo, al que agregan entonces el peligro de "lo transgénico", e implícitamente el "¿por qué a nosotros habiendo tantos lugares pobres en el mundo?, el vecino *agrega que Oxitec debe buscar un lugar diferente, donde el Zika o el dengue sean problemas más apremiantes*, mientras el CDC *confirmó en abril que un puertorriqueño de 70 años murió en febrero de complicaciones relacionadas con el Zika;* pero en la misma nota se revela el aspecto comercial, *el ensayo de Florida puede allanar el camino para un mercado estadounidense que podría llegar a U$S 100 millones en ventas anuales* (20/5).

La oportunidad de las notas aprovechando la atención sobre el dengue-Zika, se hace evidente hasta en la nota tan repetida en las redes sociales *florece la venta de sapos y ranas a la par que crece el alerta por los virus del dengue y el Zika y mientras el Gobierno admite que el mosquito transmisor se ha mostrado resistente a fumigaciones* (9/2), en la presentación de textiles con repelente ya utilizados en España y Colombia (11/2), una App de vigilancia entomológica (13/2), esterilización de mosquitos con rayos gamma *"un método de control de nacimientos equivalente a la planificación familiar humana", dijo Kostas Bourtzis, biólogo molecular del laboratorio de control de pestes de la OIEA* (23/2).

Las tecnologías de la información y la comunicación (TICs) y empresas relacionadas son mencionadas en diferentes notas que se encuentran con el buscador dengue, en *cómo las redes sociales influyen en los gobiernos* (27/2) (...) *Google anunció que podía anticipar brotes de la enfermedad con más precisión y velocidad que las autoridades sanitarias, basándose en las búsquedas de los usuarios de palabras relacionadas con la enfermedad y sus síntoma (pero...) ¿Una búsqueda en Google (...) muestra una intención de curarse, un caso de hipocondría o una simple búsqueda de información*? El 6/5 una nota firmada anuncia un concurso de Google que financiará a estudiantes de doctorado con 1200 U$S mensuales para desarrollar un plan junto a un tutor formado, lo que logrará que licenciados en ciencias de la computación e ingenieros descubran el *próximo método innovador para detectar una enfermedad (...) otro de los objetivos del premio es demostrarle a los gobiernos de la región la importancia de invertir en investigación*, el destaque sucesivo y reiterado de la innovación que implica este sistema de becas demuestra que se ignora cómo funciona el sistema de promoción y formación de ciencia y tecnología en la región.

El 9/12 se anuncia que México aprueba la vacuna Sanofi para su comercialización, se presenta su eficacia global (promedio de los cuatro serotipos), y el discurso se concentra en la inversión y ganancia potencial, con *cuatro años de monopolio por delante*, más como un artículo de promoción bursátil que de salud. Este enfoque se reafirma con la aprobación de la vacuna en Brasil, que aparece en la sección del *Wall Street Journal*, aunque *ni los reguladores ni la empresa revelaron cuándo estará disponible la vacuna en el país sudamericano, donde se venderá bajo la marca Dengvaxia*. El 23/1 un funcionario nacional, ante la pegunta de la periodista, responde *"hay una vacuna que se está utilizando en México y en algunos lados de Brasil (...) ya hay un primer informe de la Comisión Nacional de Inmunizaciones que desaconseja la vacuna, por lo menos ahora, veremos qué sucede después*"; sin embargo, en la sección de *Wall Street* la misma empresa anuncia el 24/2 (reiterado el 8/3) que *"en Filipinas estará disponible la vacuna. México, Brasil y El Salvador han aprobado el uso de la vacuna, pero aún no se ha iniciado su venta"*. El 18/4 se expresa que OMS recomienda la vacuna para países endémicos, aunque se resaltan los efectos adversos en menores de nueve años*, no obstante, los países son los que tienen la última palabra respecto a quiénes inoculan la vacuna,* y la nota termina cuantificando los casos en 16 jurisdicciones del país, *especialmente en el noreste del país, donde la circulación ya es endémica.* En la entrevista del 1/6 el funcionario aclara sobre la recomendación de un grupo asesor de la OMS pero no formal de la OMS como organismo, refiere los inconvenientes como la baja protección para serotipo 2, y el esquema de vacunación de 12 meses y augura mejores perspectivas de las nueva vacuna en desarrollo (nombra la de *National Institutes of Health*/Butantan, entre las cinco que están evaluándose). En ninguna nota se define que el objetivo primario de la vacuna (como la antigripal) no sería evitar la infección o la clínica aguda, sino los casos de complicaciones graves y mortalidad.

Política

Si bien el contexto político, en lo que denominamos período perielectoral, es inevitable, hay artículos que hacen mención directa al mismo, al fundamentar en la epidemia el pedido de coparticipación federal (25/1), reclamar por los despidos de personal de salud (16/3), fotografiar a funcionarios junto a los fumigadores en espacios patrocinados por el gobierno de CABA (17/2), describir los temas

prioritarios de cada ministro en el nuevo gabinete (27/3), e informar de iniciativas conjuntas decididas en PARLASUR. Sobre esta última se destaca que las decisiones desconocieron y se superpusieron a las acciones ya consensuadas en MERCOSUR, mediante reuniones anuales desde hace una década, en la Comisión Intergubernamental de Control del Dengue (CICD), actualmente Comisión Intergubernamental de Control de Enfermedades Transmisibles por Vectores (CICTV).

En el marco perielectoral es interesante que los comentarios sobre políticas de gobierno y de estado se mezclan hasta en la nota del primer partido de futbol de la nueva gestión. Se critica la publicidad durante los partidos de futbol (Futbol Para Todos - FTP) durante el gobierno anterior, como forma implícita de ponderar al nuevo, y en el discurso crítico aparecen juntos un programa televisivo afín a la gestión previa (6,7,8) y mensajes preventivos de salud o de derechos humanos, *en el debut del FPT, claro, no hubo avisos del hoy desaparecido 6,7,8 ni palos a la oposición. Tampoco alertas sobre el virus Zika o el dengue, ni teléfonos de organismos de derechos humanos para los cientos de niños secuestrados en los años de plomo* (10/2), mientras otro artículo, ya citado, valora como positivo que los jugadores de futbol se pongan repelente en la cancha, antes del partido, como gesto de concientización (6/3).

Por otra parte, todo comentario de reclamo al gobierno, tiene un objetivo político, además de generar dudas sobre la función y capacidad de gestión del estado. Todo lo que se diga contra el gobierno/estado es cierto, a pesar que se demuestre lo contrario. En ese sentido, explicando el fenómeno, el 21/2 aparecen mencionados el dengue y el Zika en un editorial sobre la credulidad frente a las teorías conspirativas y *bioparanoia*, escrita por una periodista especializada, *la teoría es generalmente lanzada por un grupo que tiene algún fin político, ideológico o de otro tipo (...). Pero a la hora de la difusión no podemos decir que quienes las sostienen son todos paranoides*. Los que adoptan los rumores lo harían, según las fuentes que cita la autora del artículo, por desconfianza en el gobierno, culpa e incapacidad de cumplir objetivos individuales (incluyendo las medidas de prevención que conocen, pero no cumplen), y descarga del control en un ente externo desconocido (como el cambio climático y las lluvias provocadas por El Niño intenso). En relación con la credibilidad de las fuentes, otra nota, sobre el mensaje viralizado de la presunta doctora del Hospital Penna comenta que el receptor, *hoy parece confiar más en una voz anónima que en la palabra de un ministro* (3/3), y sobre las conspiraciones corporativas un lector opina *"la industria farmacéutica y los controles estatales podrían ser cómplices de posibles muertes"* (3/3).

Un tema adicional, que intensificó el marco político de las notas recuperadas con el término de búsqueda dengue, fue la epidemia en Brasil de Zika-microcefalia, con textos encomillados de madres y mujeres embarazadas. Los artículos estuvieron asociados tanto con el *impeachment* a la presidente en ejercicio de Brasil Dilma Roussef, *el gobierno había visto en el combate al virus una oportunidad para unificar al país y dejar de lado las rivalidades políticas* (5/2), como con los juegos olímpicos de Río de Janeiro 2016, *los surcoreanos, que días atrás presentaron su uniforme especial para los Juegos y destacaron que hasta el último centímetro estaba rociado con repelente para mosquitos* (2/5).

Circuitos cerrados

Durante la epidemia hubo "bucles" de temas informativos que se pueden observar en la gráfica temporal como pequeños picos (Fig. 1 B), y en realidad refieren a declaraciones y sus respectivas desmentidas sobre: falta en el mercado y autorización de repelentes en aviones, *Whatsapp* falso sobre el desborde de situación en hospital Penna, controversia sobre resistencia a los insecticidas de los mosquitos entre el Ministro de Salud de la Nación y un Ministro de Salud de una jurisdicción, *"los mosquitos ya son resistentes a los químicos, por lo que habría que cambiar las sustancias"* (7/2 y 9/2), "*se toman las muestras correspondientes, se determina la dosis letal para eliminar el mosquito y se utiliza la sustancia adecuada para las fumigaciones espaciales y domiciliarias", dijo. Y agregó: "No estamos improvisando nada en absoluto, mucho menos en la tarea de determinar el tratamiento, sobre qué insecticida se debe utilizar y la dosis para eliminar al vector adulto"* (11/2).

El tema de los repelentes oscila entre el reclamo por escasez en supermercados urbanos, en la misma nota que se menciona el primer caso de Zika como para promover necesidad y pánico, la efectividad repelente comprobada oficialmente (voz intermediada por la empresa), la efectividad de gestión del nuevo gobierno para tratar con empresarios, y el negocio explícito sobre el beneficio que resultó la epidemia para las empresas concentradas de producción de repelentes (7 notas entre 27/1 y 31/1). En el ámbito de interés comercial, es curioso que el ya mencionado Whastapp apócrifo sobre los 400 casos en un hospital, producido con sirenas de fondo y terminología médica, hace tres veces referencia a la urgencia de adquirir repelente, *desde el punto de vista de la ingeniería social, este mensaje, como el que denunciaba hace un par de semanas que los*

fumigadores eran en realidad asaltantes, está tan minuciosamente fabricado que sólo quedan dos opciones. O se trató de alguien que realmente cree en lo que dice o se trató de una campaña para viralizar el pánico (1/3). El reclamo sobre autorización de repelentes en vuelos de Aerolíneas Argentina también se muestra como capacidad de gestión rápida (8/2 reclamo, 8/2 y 9/2 respuesta). También hay bucles de notas relacionadas a "famosos" como deportistas, prófugos de la justicia o actrices con temor a ser víctimas excepcionales, mientras los casos de gente no famosa ya se contaban por miles.

Lo que el viento nos trajo

Mirar al huracán desde su ojo, o los picos desde el valle interepidémico, permite la reflexión, y si tenemos tiempo suficiente, mejorar nuestra respuesta antes de la próxima andanada. Nos limitaremos, sin embargo, a los aspectos de comunicación ya detallados; las acciones estructurales imprescindibles y la instrumentación coyuntural de medidas para prevenir o mitigar las virosis transmitidas por culícidos no necesitan repetirse aquí. Si somos capaces de aprender de las lecciones que nos trajo el viento de esta epidemia, ya es otro problema.

Desde los medios se observó, al menos en este caso, que no existe una línea editorial definida. Hay diversidad de discurso según el autor de la nota, según se privilegie la novedad de la noticia o la utilidad del discurso, o según prime el contexto político, que por cuestionar al gobierno cuestiona también la credibilidad de toda acción del estado. Los mensajes que más atraen son los casos por miles, los casos por proximidad y los muertos. La letalidad aparece implícita hasta en notas de otros temas, como el pleonasmo del grupo musical peruano "Dengue Dengue Dengue!, la barra brava de Almirante Brown *los Dengues*, y el editorial del humorista Enrique Pinti donde explicita *los mosquitos asesinos portadores del dengue*.

La guía de OPS sobre comunicación durante brotes (WHO, 2005), destaca que la confianza y los canales entre medios y gobierno se deben construir entre epidemias, idea que repite en los manuales posteriores. Una alternativa metodológica para hacerlo es la construcción conjunta, los periodistas que demuestran voluntad informativa pueden ser parte de la solución, con talleres de elaboración de mensajes por iteración entre técnicos y comunicadores. No se podrá evitar la búsqueda de la noticia, pero se la puede restringir y contrastar en forma sistemática desde los mismos medios. En relación con el tema político, este se puede salvar si existe una política de salud del estado, con un plan explícito y comprobable en terreno, y un acuerdo multipartidario y multisectorial que garantice su continuidad entre períodos gubernamentales.

Desde los funcionarios se debe asumir la comunicación responsable, comprender que cada contacto con los medios es una oportunidad, no prestarse a la polémica ni a la respuesta reactiva, e insistir con la información. La diferencia de tono entre las entrevistas a expertos, reposadas y editadas, y las notas a funcionarios con una ráfaga de preguntas y respuestas descontextualizadas, funcionarios que interrumpen usualmente temas urgentes para contestar por teléfono, sea por figuración o para evitar que en el medio digan que evita contestar, es parte del contraste de forma y contenido entre los artículos con un actor académico y uno ministerial, y ejemplo de oportunidades perdidas de difundir información. Mostrar lo que se hace en territorio en el período interepidémico no debe ser encuadrado como autopromoción, sino como generador de confianza; como lo es demostrar continuidad y profesionalización de los cuadros técnicos, pues ante la emergencia de dengue es usual que se ponga en evidencia la falta de coordinación entre niveles jurisdiccionales, la no aplicación de protocolos existentes para comunicación o estrategias participativas, y la inestabilidad del recurso humano (Velásquez *et al*., 2015). Para otras patologías hemos señalado que estos problemas se agudizan por falta de confianza en la efectividad de las acciones por parte de quienes deben instrumentarlas (Salomón, 2003), o falta de un acuerdo intersectorial sobre puntos básicos, para que los debates entre voces legitimadas no lleguen a la comunidad como discursos contradictorios en tiempo de crisis (Salomón *et al*., 2012), donde el individuo optará por el discurso que mejor satisfaga a su conciencia, pero no necesariamente el más efectivo (Mastrángelo y Salomón, 2010).

Sin embargo, y a pesar de la extensa bibliografía sobre cómo comunicar durante emergencias de salud, con manuales y cursos *online*, persisten problemas en definir los mensajes, en el qué, cómo, cuándo y cada cuánto decir. En un editorial del período analizado, M. Espetche dice que estamos bombardeados de información… (lo que genera) *un gran sufrimiento anímico… (por el) infierno de posibilidades mortales que supone el simple hecho de estar vivos (…). Es que no siempre anunciar el mal posible genera un bien* (16/4). Aunque, cuando se trata de predicción de eventos como epidemias también se

ha dicho: si pensamos lo peor y nos equivocamos, el costo para la sociedad es siempre menor que no hacer nada y enfrentar el colapso sin estar preparados (CPHA, 2015). Por otra parte, no es solamente un tema de voluntad, sino de comunicación basada en incertidumbres, Villa (2016) destaca que en el momento que la atención del público y el periodismo están en su máximo, y su percepción de riesgo prioriza el tema que interesa frente a otros riesgos, la información fundamentada usualmente falta, como ocurrió durante la crisis Zika-microcefalia en recién nacidos. En estos casos, advierte el mismo autor, las autoridades deben actuar según un compromiso de cautela, si la alarma resulta exagerada serán acusados de inflamar al público por intereses económicos, si subestiman el riesgo se pueden enfrentar a una tragedia de proporciones globales. Pero nuevamente, los expertos de salud pública prefieren el compromiso, y recomiendan frente a la incertidumbre y la complejidad no sólo buscar conocimiento, sino encontrar la sabiduría para interpretarlas y utilizarlas en forma adecuada (CPHA, 2015).

Del análisis presentado también se infiere que el lector nacional es una entelequia. Ni los medios escriben pensando en todo el país, ni la mayoría de los lectores muestran interés por una perspectiva nacional. Por ello, los mensajes estructurados o utilizados como fuente reiterada de recomendaciones deben contener la mínima información básica “universal”, e información adicional adecuada a cada escenario e intereses locales. La construcción de la estrategia comunicacional y su contenido, como una más de las estrategias operativas a corto, mediano y largo plazo, es un área donde también los programas del estado y la academia deben asumirse como socios. Se debe promover así un espacio de convocatoria donde los expertos conformen un ente asesor, reconocido formalmente, para generar una discusión conducente a resultados acordados, y aceptar su emisión por pocos canales autorizados, por más halagador que resulte a nivel individual ser consultado por periodistas. Estas estrategias y mensajes deberían luego ser refrendados por los diferentes actores políticos y sociales, para garantizar su sostenimiento en el tiempo.

Sin embargo, los representantes de la academia deben asumir su participación en los grupos asesores desde la fundamentación y rigor metodológico, comprendiendo las limitaciones logísiticas y objetivos operacionales de los programas de control, que no son los mismos que los de investigación. Como ejercicio consciente se debería evitar la catarsis y el reclamo histórico o la confrontación, el síndrome de Casandra (predije el futuro y no me creyeron), y el síndrome de Prometeo (les traje la luz y me comieron el hígado). Y luego, mantenerse involucrados para contribuir al diseño y transferencia de las acciones acordadas, monitorear su cumplimiento y advertir de desviaciones, especialmente en período perielectoral, siendo garantes pues la voz académica conserva legitimidad en un mar de instituciones deslegitimadas.

Para lograr los objetivos y papel nombrados, los académicos no solamente deberán escuchar a los funcionarios y técnicos ministeriales, sino también las voces de otras disciplinas con diferente marco epistemológico. Los estudios de conocimientos, actitudes y prácticas, formato en que los investigadores acostumbrados a trabajar con variables cuantitativas se sienten más cómodos, son necesarios pero no suficientes. Las dimensiones como determinación social (no determinantes), percepción, agencia, variables comportamentales medulares y blandas (*core* y *soft*), resultan imprescindibles para generar estrategias que permitan cambios perdurables. Estas aproximaciones requieren de cientistas sociales no solamente para utilizar la metodología específica, sino por los criterios analíticos que provienen de su formación disciplinaria, lo que implica a su vez un papel equitativo en los procesos de producción del conocimiento. Como se ha enunciado para la ecoepidemioogía, lo social no debe ser agregado sino revelado (Szerszynski *et al*., 2010). En Sri-Lanka un sistema de prevención de dengue, basado en teléfonos inteligentes, se basó en la teoría de la motivación y evaluó la percepción en relación con la severidad, susceptibilidad, efectividad de respuesta, confianza en sí mismo e intención de uso (Lwin *et al*., 2016). En esos casos, en ámbitos urbanos, el uso de *Google Trends*®, redes sociales, SMS (*Short Message Service*), puede demostrar cambios en las prácticas (Culchicón-Sánchez *et al.*, 2015), o generarlas por exposición repetitiva en poblaciones expuestas (Dammert *et al*., 2014).

Sin embargo, en relación al uso de los resultados de la ciencia y la tecnología, hemos visto en los artículos que a veces estos resultados son mencionados por presiones comerciales oportunistas, y en otras por investigadores entusiastas y periodistas que bucean en congresos y otros medios pensados para públicos especializados, bien intencionados, pero con un inadecuado sentido de la oportunidad; por ejemplo difundir notas sobre una vacuna ante la comunidad en riesgo real cuando aún no ha sido evaluada a escala poblacional, crea fuentes de presión durante las epidemias (Carvalho *et al*., 2016). Por eso, desde los investigadores, la contribución a las estrategias comunicacionales, atendiendo entre otros a los puntos analizados en este trabajo, requerirá colaborar con los diseños de intervención,

instrumentación, definición de competencias, entrenamiento de diferentes organizaciones y comunidades, y desarrollo de indicadores de monitoreo y evaluación adecuados (Schiavo *et al*., 2014). Estos diseños deberán tener en cuenta que la comunicación efectiva en salud tiene múltiples canales e involucra múltiples colectivos sociales, por ejemplo, se ha destacado la oportunidad perdida de comunicación preventiva focal sobre dengue, por parte de agentes de atención primaria de salud, por la falta de conocimientos y estrategias comunicacionales adecuadas (Nguyen *et al*., 2016). Por eso, las estrategias de comunicación deben ser parte de la investigación operacional, integrándola a los estudios de percepción y evaluación, participación comunitaria e intervención.

Como se señala con frecuencia como obstáculo, más de lo que se investiga para resolverlo, la comunicación es esencial para lograr el compromiso y trabajo participativo e intersectorial, para generar capacidad de preparación y respuesta, pero debe estar basada en la percepción, discusión de actitudes resilientes y cambios comportamentales de poblaciones vulnerables, asumiendo explícitamente las actividades de responsabilidad estatal como el manejo social del agua y residuos, actividades de vigilancia y la investigación (Tambo *et al*., 2016). La comunicación/participación debe promover, en todos los actores según su agencia, lo que se ha denominado "esperanza activa" (CPHA, 2015), y la "predisposición para comportamientos de emergencia" (*Emergency behavior readiness*) (Schiavo *et al*., 2014), antes que desacreditarla como es el caso de muchas de las notas analizadas. Para la primera se describen como requisitos tener una visión clara de la realidad, identificar la visión propia para lo que queremos que ocurra, e iniciar activamente los pasos que ayuden a que esa visión se concrete (CPHA, 2015). La segunda se define como una construcción multidimensional que consiste en procesos cognitivos de auto-eficacia (confianza en las habilidades propias para realizar el comportamiento recomendado), de eficacia de respuesta (confianza en el resultado de las recomendaciones para incrementar las oportunidades de permanecer sano durante la emergencia), y de confianza en el sistema (confianza en la efectividad de las acciones de terceros incluyendo el plan de contingencia del estado y la provisión adecuada de recursos e insumos) (Schiavo *et al*., 2014).

Por último, como hemos visto a lo largo de este capítulo, en los mensajes existió una tensión-cisura no resuelta entre acciones y responsabilidades individuales, colectivas (incluyendo el colectivo de la academia) y del estado. Por un lado, continúa vigente la frase de Margaret Mead: "Nunca dudes que un pequeño grupo de ciudadanos reflexivos y comprometidos pueden cambiar el mundo. De hecho, es lo único que alguna vez lo ha logrado" (Lutkehaus, 2010). Por el otro, debemos entender lo que Geoffrey Rose denominó la *paradoja de la prevención*, por la cual una medida preventiva que genera un gran beneficio a la población ofrece poco beneficio a cada participante individual (Rose, 1985). En este caso la paradoja de Rose se aplica desde el uso "altruista" de repelente por los casos virémicos, hasta comprender que el período epidémico se puede extender (aunque disminuya su intensidad global) por las mismas actividades de prevención (Perrings *et al*., 2014). Por ello, los funcionarios e investigadores debemos trabajar, en comunicación y por medio de la comunicación, para recuperar los valores comunitarios, confrontando la falsa antinomia del riesgo por "otredad" y los intereses individuales, pontificados los últimos como sistema social. Sin un gobierno con vocación por proyectarse hacia un estado con mayor equidad, y sin una comunidad que tenga internalizados los principios de solidaridad colectiva, no hay política de salud pública posible. Esta conclusión implica a su vez, señalar las responsabilidades de los colectivos con poder de decisión, para resolver los problemas estructurales como motivo último, y evitar así la manipulación social del riesgo que, como lo señalara Ulrich Beck, siempre intentará proponer "soluciones biográficas a las contradicciones sistémicas" (Beck, 1992).

1. Beck U. 1992. Risk Society: Towards a new modernity. Thousand oaks, California: Sage Publications.
2. Carvalho A, Van Roy R, Andrus J. 2016. International dengue vaccine communication and advocacy: challenges and way forward. Expert Rev Vaccines. 15: 539-545.
3. CPHA. 2015. Global change and public health: addressing the ecological determinants of health. Ottawa: Canadian Public Health Association.
4. Culquichicón-Sánchez C, Ramos-Cedano E, Chumbes-Aguirre D, Araujo-Chumacero M, Díaz Vélez C, Rodríguez-Morales AJ. 2015. Tecnologías de la información y la comunicación (TICs) en la vigilancia, prevención y control del dengue. Rev Chilena Infectol. 32: 363-364.
5. Dammert AC, Galdo JC, Galdo V. 2014. Preventing dengue through mobile phones: evidence from a field experiment in Peru. J Health Econ. 35: 147-161.
6. Lutkehaus NC. 2010. Margaret Mead. The making of an american icon. Princeton: Princeton University Press.
7. Lwin MO, Vijaykumar S, Foo S, Fernando ON, Lim G, Panchapakesan C, Wimalaratne P. 2016. Social media-based civic engagement solutions for dengue prevention in Sri Lanka: results of receptivity assessment. Health Educ Res. 31: 1-11.
8. Mastrángelo AV, Salomón OD. 2010. Contribución de la antropología a la comprensión ecoepidemiológica de la Leishmaniasis Tegumentaria Americana en las "2000 hectáreas", Puerto Iguazú, Misiones, Argentina. Rev Argent Salud Pública. 1: 6-13.
9. Ministerio de Salud de la Nación. 2016. Boletin integrado de vigilancia. N° 313, Semana 23, junio 2016. Disponible en: http://www.msal.gob.ar/images/stories/boletines/Boletin-Integrado-De-Vigilancia-N313-SE23.pdf
10. Nguyen NM, Whitehorn JS, Luong Thi Hue T, Nguyen Thanh T, Mai Xuan T, Vo Xuan H, Nguyen Thi Cam H, Nguyen Thi Hong L, Nguyen HL, Dong Thi Hoai T, Nguyen Van Vinh C, Wolbers M, Wills B, Simmons CP, Carrington LB. 2016. Physicians, primary caregivers and topical repellent: All under-utilised resources in stopping dengue virus transmission in affected households. Plos Negl Trop Dis. 10:e0004667.
11. Perrings C, Castillo-Chavez C, Chowell G, Daszak P, P. Fenichel E, Finnoff D, Horan RD, Kilpatrick AM,. Kinzig AP, Kuminoff NV, Levin S, Morin B,. Smith KF, Springborn M. 2014. Merging economics and epidemiology to improve the prediction and management of infectious disease. Ecohealth. 11: 464-475.
12. Rose G. 1985. Sick individuals and sick populations. Int J Epidemiol. 14: 32-38.
13. Salomón D. 2003. Aspectos de prevención de la enfermedad de Chagas con participación de la comunidad. En: 2.º Simposio Internacional de Enfermedad de Chagas en Internet. Disponible en: http://www.fac.org.ar/fec/chagas2/llave/md1/md103/salomon.htm
14. Salomón, OD, Mastrángelo AV, Santini MS, Ruvinsky S, Orduna T, Sinagra A, Luna C, Riarte A, Casas N, Amiotti P. 2012. Leishmaniasis visceral: senderos que confluyen, se bifurcan. Salud Colectiv. 8: 49-63.
15. Schiavo R, May Leung M, Brown M. 2014. Communicating risk and promoting disease mitigation measures in epidemics and emerging disease settings. Pathog Glob Health. 108: 76-94.
16. Szerszynski B, Urry J. 2010. Changing climates. Theory Cult Soc. 27: 1-8.
17. Tambo E, Chen JH, Zhou XN, Khater EI. 2016. Outwitting dengue threat and epidemics resurgence in Asia-Pacific countries: strengthening integrated dengue surveillance, monitoring and response systems. Infect Dis Poverty. 5: 56.
18. Velásquez LC, Quintero J, García-Betancourt T, González-Uribe C, Fuentes-Vallejo M. 2015. Funcionamiento de las políticas gubernamentales para la prevención y el control del dengue: el caso de Arauca y Armenia en Colombia. Biomedica. 35: 186-195.
19. Villa R. 2016. Zika, or the burden of uncertainty. Clin Ter. 167: 7-9.
20. WHO. 2005. Outbreak communication guidelines. WHO/CDS/2005.28. Disponible en; http://www.who.int/csr/resources/publications/WHO_CDS_2005_28

Aedes aegypti y virus Dengue: saberes y prácticas para el control

Nora E. **Burroni**[1]
Laura **Peresan**[2,3]
Carolina **Ocampo Mallow**[4]

[1]Laboratorio de Estudio de Biología de Insectos, CICyTTP-CONICET. Diamante, Entre Ríos.
[2]Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental - Laboratorio de Insectos Acuáticos, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
[3]Grupo de Epistemología, Historia y Didáctica de las Ciencias Naturales (GEHyD), Instituto de Investigaciones Centro de Formación e Investigación en Enseñanza de las Ciencias (CeFIEC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
[4]Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

nburroni@ege.fcen.uba.ar
lperesan@yahoo.com
caro.ocampo.mallou@gmail.com

La presencia de *Aedes aegypti* se vincula íntimamente con las actividades humanas dentro y fuera de las viviendas, dado que en el agua contenida en los recipientes que allí se acumulan se desarrollan los estados previos al adulto. La eliminación de estos criaderos es el método probadamente más eficiente para reducir la población de este mosquito transmisor del dengue y otras enfermedades. Es necesario que los ciudadanos comprendan su protagonismo como responsables del acopio de estos hábitats artificiales. Para evitar la proliferación del mosquito en las viviendas se requiere concientizar a los ciudadanos de manera tal que adquieran un rol activo en el ordenamiento de su entorno. Lograrlo implica un proceso comunicacional complejo donde se pueden discriminar: el contenido del mensaje, su alcance y su efecto sobre la reducción de los contenedores. La abundancia elevada y persistente del vector y el aumento en la frecuencia y magnitud de las epidemias sugieren que no se han logrado los cambios de actitudes esperados e imprescindibles. Se observa que un alto porcentaje de la población conoce acerca del mosquito, su papel en la transmisión y cómo prevenirse, pero aun así presentan criaderos en sus hogares. Luego de su análisis se brindan las explicaciones posibles para este escenario sugiriendo caminos alternativos para las políticas de prevención.

Panorama en Argentina y en el mundo

El dengue es una enfermedad transmitida por *Aedes* (*Stegomyia*) *aegypti* y *Aedes* (*Stegomyia*) *albopictus*. La incidencia de esta enfermedad ha crecido en las últimas décadas y según estimaciones recientes se producen 390 millones de casos cada año, de los cuales sólo 96 millones se manifiestan clínicamente (Bhatt *et al.*, 2013). En la actualidad, se dispone de una vacuna quimérica tetravalente (contempla los cuatro serotipos de este virus), que se encuentra en la etapa final de su ensayo clínico, en quince países (Sanofi Pasteur, 2016).

La importancia sanitaria de *Ae. aegypti* impulsó, en 1947 (cuando el dengue aún no representaba una amenaza), el desarrollo de un programa para América coordinado por la Organización Panamericana de la Salud, con la finalidad de prevenir otra de las enfermedades que transmite este mosquito: la fiebre amarilla urbana (para la cual se cuenta con una vacuna efectiva). Este programa, basado principalmente en el uso de un insecticida químico: el Dicloro Difenil Tricloroetano (DDT) logró certificar la erradicación del mosquito en dieciocho países, incluida Argentina (Bejarano, 1979), entre 1954 y 1967. Sin embargo, las medidas de vigilancia y control del vector no se mantuvieron por distintos motivos. Uno de ellos fue la interrupción del uso del DDT por el descubrimiento de sus efectos nocivos, potencialmente letales. Más adelante, comenzaron a observarse brotes de dengue en Brasil y Paraguay, que fueron extendiéndose hacia el Caribe y América Central, lo que evidenció la repoblación de esta especie en las áreas que habían sido declaradas libres del mosquito (WHO, 2009).

Todos los mosquitos adultos se dispersan activamente en forma natural a través del vuelo, mientras que en las etapas previas de su desarrollo (estadios larvales y pupa) permanecen en el agua. En particular, *Ae. aegypti*, que en América es principalmente de ambientes urbanos (PAHO, 1994), es reconocido globalmente como el más eficiente de los vec-

tores del dengue debido a sus abundantes sitios de cría (estructuras capaces de contener agua donde pueda desarrollarse el mosquito) dentro y fuera de las casas, lo que lleva a las poblaciones humanas al riesgo de transmisión (Raju, 2003; Lambrechts *et al*., 2010). La presencia de este insecto se vincula íntimamente con la actividad cotidiana de las personas y con aspectos estructurales de las viviendas, dado que ambos dan lugar a que se generen y multipliquen criaderos domésticos.

En la actualidad se identificaron varios factores principales que posibilitaron y favorecieron la expansión del vector y con este, la enfermedad, dificultando su control a nivel mundial: la creciente urbanización, especialmente la no planificada, los servicios sanitarios deficientes (por ejemplo, falta de cloacas, de red de agua potable, de recolección de basura) y la tendencia al uso de elementos no biodegradables contribuyen al aumento del número de posibles criaderos de mosquitos (PAHO, 1994; Gubler, 2011). La situación se agrava cuando se trata de conglomerados urbanos complejos con densidades poblacionales elevadas, donde las prácticas de almacenamiento de agua y los mecanismos pobres, o no existentes, para desechar agua y desperdicios sólidos crean numerosos sitios de cría para los vectores (Raju, 2003; Spiegel *et al*., 2005; Koenraadt *et al*., 2006; Spiegel *et al*., 2007). Este panorama de aristas socioeconómicas articuladas con las realidades políticas locales condiciona fuertemente las posibilidades de los individuos. Esto se ve notablemente agravado en un mundo cada vez más globalizado. El masivo tráfico de mercadería y las migraciones humanas facilitan la dispersión pasiva de las poblaciones de mosquitos y del virus (Gubler *et al*., 1979; Cummings *et al*., 2004; Gubler, 2004; 2011). Gubler (2011) centra la atención sobre el dramático incremento en la incidencia y expansión geográfica del dengue en las últimas décadas, considerándolo producto, entre otros factores, del crecimiento poblacional urbano y de la ausencia de un control efectivo del mosquito en los países tropicales. Sin embargo, la incidencia y prevalencia del dengue están aumentando en las áreas endémicas de las regiones tropicales y también de las subtropicales (San Martín *et al*., 2010).

Debido al clima subtropical, en el norte de Argentina la situación no alcanzaría magnitudes semejantes a la de los países tropicales, no por ello se debe declinar su atención. Donde existen estacionalidades marcadas, los meses fríos resultan más favorables para disminuir la abundancia del vector de esta enfermedad, debido a que en este período del año muere o disminuye la actividad del adulto (y con ella la transmisión) ya que los mosquitos permanecen mayoritariamente en estado de huevo (UNICEF, 2009). Sin embargo, habitualmente esta fluctuación no es suficientemente aprovechada para controlar al vector.

Sin desconocer el alto potencial de los productos químicos como herramienta para combatir insectos, es importante recalcar que se ha observado en estos últimos la aparición de resistencia a los insecticidas debido a su administración inadecuada, obligando a un sucesivo incremento de las dosis necesarias para su eliminación, y la alternancia de productos. Estudios realizados en varios países han demostrado que el rociado con productos con efecto sobre adultos tiene poco impacto sobre la población de *Ae. aegypti* (Gubler y Clark, 1996; Spiegel *et al*., 2005).

Los cambios en el estilo de vida surgidos en el último siglo generan nuevos problemas para los cuales no se han instrumentado aún soluciones acabadamente eficientes. Uno de ellos es la acumulación de recipientes que quedan disponibles para el mosquito, cuya potencialidad como criaderos muchas veces se desconoce, pero que parece crecer paralelamente al número de casos. En el continente americano la incidencia de dengue aumentó treinta veces en los últimos cincuenta años, con la epidemia de mayor magnitud en la historia del continente en 2013 (2,3 millones de casos) (OPS, 2014). Ante este panorama, se hace cada vez más urgente actuar en prevención del dengue a través de la reducción de la población de su vector en las zonas urbanizadas de toda la región.

Cómo instrumentar el control

Todo parece indicar que las medidas más adecuadas deberían focalizarse en acciones no basadas en insecticidas químicos sobre las etapas inmaduras (larvas y pupa). Las recomendaciones más eficaces consisten en eliminar aquellos contenedores de agua donde pueda desarrollarse el vector. Estos ocurren en todo tipo de viviendas -sin importar el nivel socioeconómico al que pertenezcan-, tanto en urbes planificadas como no planificadas. La acumulación de recipientes es una de las causas que inciden primordialmente de manera indirecta en la transmisión del dengue según la Organización Mundial de la Salud. Comúnmente los contenedores que más contribuyen a la población de

Ae. aegypti son aquellos que se encuentran dentro de los domicilios: floreros, botellas en desuso, bebederos de animales, etc. Para evitar esto se requiere de la participación de los habitantes de todas las comunidades afectadas.

En las grandes ciudades, además, las personas muestran la tendencia a desentenderse de fenómenos comunitarios, perdiendo protagonismo frente a las problemáticas que las afectan. Esta situación resulta consecuente con la aparente sumatoria y potenciación de la escasa (y hasta nula) predisposición individual para la realización de actividades que propicien la reducción del vector en las viviendas. La implementación exitosa de las recomendaciones propuestas en este sentido requiere de la participación activa de los ciudadanos. El desafío consiste en lograr este compromiso.

Frecuentemente se observa que el escaso conocimiento acerca de los mosquitos y de su rol en las enfermedades coincide con una reducida o nula acción de control vectorial en las viviendas. En el caso del dengue, se pretende que las personas adquieran nociones que promuevan la modificación de rutinas y la introducción de nuevas prácticas tendientes a la eliminación de criaderos.

Ravi-Kumar y Gururaj (2005) señalan que, con la finalidad de que una estrategia para la promoción de la salud sea efectiva, es necesario conocer el nivel de información y la percepción de la comunidad acerca de las infecciones transmitidas por mosquitos y los hábitos de las personas dentro y fuera del hogar. Todos estos datos sirven para mejorar la potencia (en contenido y alcance) del mensaje dirigido al ciudadano, y una mejor recepción de aquel que propicie la puesta en práctica de las medidas deseables.

Poner el conocimiento en práctica

En distintas partes del mundo se ha observado que los programas y campañas de difusión son, al menos en parte, efectivas para incrementar el conocimiento del dengue y de las prácticas preventivas (ej. Lloyd *et al*., 1992; Swaddiwudhipong *et al*., 1992; Leontcini *et al*., 1993; Van Benthem *et al*., 2002). Tal es el caso, en Argentina, de Corrientes (Sprench *et al*., 2012), de Buenos Aires (Anacoreto *et al*., 2011), y de Córdoba (Ainete *et al*., 2012), tres antecedentes donde se lograron buenos resultados en la reducción de la población de *Ae. aegypti.* Comparando los niveles de infestación entre las ciudades de Entre Ríos y Buenos Aires, se observó que éstos eran menores donde los ciudadanos manifestaban más conocimientos sobre la biología de los mosquitos y su rol como vector, y sobre la prevención del dengue (Burroni *et al.,* 2009). Según Schweigmann (2002), en este país se ha observado que las campañas han ayudado a instalar el concepto de transmisión vectorial; sin embargo, aún no han servido para disminuir significativamente la oferta de recipientes con agua ni la abundancia del vector.

Comúnmente se encuentra naturalizada la idea, desacertada, de que enseñar procedimientos e indicaciones fundamentados teóricamente permitiría su mayor entendimiento y, consecuentemente, su apropiación. En varios estudios realizados en distintas partes del mundo (ej. Rosenbaum *et al*., 1995; Chiavallioti-Neto *et al*., 1998; Valla, 1998; Degallier *et al*., 2000; Caballeros-Hoyos *et al*., 2006; Koenraadt *et al*., 2006; Ashok-Kumar *et al*., 2010) se ha encontrado que aunque las recomendaciones estén acompañadas por el conocimiento acerca del ciclo de vida y/o de la transmisión de la enfermedad, no siempre se logra alguna modificación significativa de las prácticas; es decir, no necesariamente se produce la traducción de la información recibida en una acción tendiente a la reducción de criaderos. Según Parks y Lloyd (2004) en algunos países, a pesar del creciente nivel de conocimiento y la toma de conciencia acerca del dengue y los mosquitos, mucha gente todavía no adopta las medidas esperables. En otras palabras, la información y la cultura no alcanzan para modificar conductas.

En la ciudad de Buenos Aires y Gran Buenos Aires se observó, al comienzo de un proyecto con enfoque ecosistémico (que considera las dimensiones ecológicas, sociales, y ambientales bajo un ámbito de trabajo transdisciplinario), que la presencia de criaderos de este mosquito en los hogares demostraba una importante ruptura entre el manejo de la información por parte de la población y la implementación práctica de estos saberes (Schweigmann *et al*., 2009). Durante la epidemia de comienzos de 2009, que afectó centro y noreste de Argentina y países limítrofes, los indicadores de abundancia de *Ae. aegypti* (IC = índice de contenedores, IV = índice de viviendas, IB = índice de Breteau) en Buenos Aires eran similares a los medidos un año antes (Apaz *et al.,* 2009). Por su parte, en la provincia de Entre Ríos, inmediatamente antes de la mencionada epidemia, los habitantes conocían ciertos aspectos de la biología y el rol de *Ae. aegypti* como vector del dengue y de la fiebre amarilla, y las medidas para evitar su proliferación. Sin embargo, los índices aédicos obtenidos (IC, IV e IB) de las ciudades estudiadas eran relativa-

mente elevados (Martinez-Borda *et al*., 2009; Zanotti *et al*., 2009), persistiendo el alto nivel de infestación (IB) un año después (Burroni *et al*., 2010). Por otro lado, en la provincia de Corrientes los ciudadanos tampoco habrían tomado medidas preventivas tras las campañas sobre dengue y la ocurrencia de una epidemia (Sprench *et al*., 2007).

Motivos de la discordancia entre el saber y el hacer

Una causa posible para el hallazgo de criaderos en las viviendas, cuyos moradores tienen los conocimientos mínimos necesarios, devendría de la subestimación de la contribución individual de los recipientes domésticos (en su rol de criaderos) a la población adulta perceptible, o de asumir un carácter irremediable sobre su existencia. En este sentido, Clark (1995) señala que las poblaciones colocan al dengue como un acontecimiento inevitable que, junto con la apatía y la desconfianza, conllevan a la falta de participación en las actividades de control. Por otro lado, también podría responder a una falta de asociación consciente entre las formas inmaduras y los mosquitos adultos (ver *Comunicar acerca del dengue*), a pesar de los esfuerzos brindados para la divulgación de esta información. Pero aun registrándose dicha asociación tampoco se observaron cambios perceptibles en la conducta de los pobladores que evitaran criaderos en sus casas. En Argentina, la situación descripta (conocer el ciclo de vida del mosquito, su desarrollo en recipientes domésticos y sin embargo no tomar medidas que eviten su proliferación) se ha registrado en Buenos Aires (Burroni *et al*., 2005) y en la provincia de Chaco (Oria *et al*., 2002).

La falta de vinculación entre recipientes que puedan acumular agua en las viviendas (como potenciales sitios de cría para *Ae. aegypti*) y la producción de mosquitos puede provenir de una tendencia a generalizar los sitios de cría en charcos, zanjas (en ambientes no urbanos o en urbanizaciones no planificadas), pantanos o bañados. Esta confusión proviene mayormente de asemejarlos a los mosquitos que sí se desarrollan en ese tipo de ambientes silvestres, y que muchas veces es reforzada por los medios masivos de comunicación, al emitir imágenes de acumulaciones naturales de agua (como charcos, pantanos) o seminaturales (como zanjas en la tierra) junto a explicaciones sobre los reales hábitats donde se desarrolla *Ae. aegypti*. Esa concepción podría ser resultado de extrapolar vivencias propias o ajenas en zonas palúdicas (con malaria), donde los mosquitos (del género *Anopheles*) implicados en la transmisión de esta enfermedad sí provienen de pantanos. Dado su efecto tan negativo sobre las poblaciones humanas, la malaria es un problema sanitario grave a nivel mundial que ha gozado de gran divulgación en el siglo pasado, incluyendo su enseñanza en las escuelas como parte de su prevención. Por lo expuesto, en Argentina es frecuente encontrar ciudadanos de edad superior a los 60 años que conocen mucho sobre este tema (Burroni, datos no publicados). Hacer extensivo los sitios de cría silvestres a todos los mosquitos también podría provenir de la educación formal y no formal sobre paludismo. En particular, un estudio realizado en 2011 en Buenos Aires mostró que para un alto porcentaje de los encuestados *Ae. aegypti* se desarrolla en grandes ambientes naturales, lo que sugiere que dichas personas no vinculaban el origen del problema con sus domicilios (Anacoreto *et al*., 2011). Otra parte de la confusión de la identificación de los sitios de cría podría provenir de que sí son identificados como recipientes –con conceptos comprendidos en distinta medida- pero adjudicados a lugares particulares, ambientes con urbanización no planificada, y por lo tanto estos mosquitos provendrían de dichos lugares, estas ideas también, en muchas ocasiones son apoyadas por medios de comunicación, ya sea desde el discurso o desde imágenes ejemplificadoras (ej. Burroni *et al*., 2016a).

En algunos países la invisibilidad del dengue para la población puede deberse a la existencia de otras prioridades sanitarias, como se ha observado en Puerto Rico (Pérez-Guerra *et al*., 2005), en Cuba (Toledo-Romaní *et al*., 2006) y en Argentina (Schweigmann *et al*., 2009), naciones donde los sistemas de salud contemplan principalmente otras enfermedades ante la situación particular de cada comunidad. La falta de percepción de riesgo de contraer dengue asociada a dicha invisibilidad, podría ser consecuencia de la caída en las acciones preventivas (vigilancia epidemiológica, saneamiento urbano, campañas de divulgación masivas, etc.) de los sectores de salud estatales. Se han calculado altos valores en los índices de abundancia del vector en sitios donde un porcentaje importante de la población se sentía exento de contraer la enfermedad; situación observada tanto en Entre Ríos como en Buenos Aires (Anacoreto *et al*., 2011). Existen al menos dos situaciones que contribuyen negativamente a las acciones contra el dengue: por un lado, la desatención (por la existencia de otras urgencias sanitarias) y consecuente ausencia de medidas de

control, y, por otro lado, la implementación de medidas ineficaces que, si bien suelen contar con amplia difusión, sólo generan falsas expectativas de mejora. El primer caso puede interpretarse como invisibilidad de la enfermedad y el segundo, como intervenciones inadecuadas que, junto con ausencia de conocimientos acerca de la biología del vector, llevan a la población a reclamar al Estado medidas que distan de ser las adecuadas (como sucede con las fumigaciones sistemáticas en el espacio público).

En resumen, se distinguen dos claros escenarios alarmantes donde las acciones tendientes a evitar la proliferación de *Ae. aegypti* son deficientes: en uno de ellos se advierte una desvinculación entre los distintos tipos de conocimiento (rol vectorial, ciclo de vida y criaderos potenciales del mosquito) y las medidas para no tener criaderos; en el otro, la baja o nula percepción de riesgo de enfermar. De este modo, se apunta a la necesidad de futuras medidas que concentren esfuerzos tanto para atender la discordancia como para generar concientización sobre la vulnerabilidad en regiones donde existe posibilidad de transmisión de dengue.

Comunicar acerca del dengue

Las campañas de divulgación de dengue habitualmente se centran en vincular la enfermedad con un mosquito adulto, con bandeo en sus patas como principal rasgo distintivo y en la descacharrización como forma de evitarlo. En Argentina las primeras campañas masivas de prevención, urgidas e improvisadas por la primera epidemia en 1998, hacían muy poco hincapié en las características biológicas de *Ae. aegypti* y el reconocimiento de los estados inmaduros (larvas y pupas) (Schweigmann *et al*., 2009). Actualmente estos últimos también se muestran, generalmente a través de dibujos esquemáticos desproporcionados, casi siempre desconocidos para los habitantes. Curiosamente, la representación icónica de los recipientes móviles es mundialmente interpretada, no así las formas inmaduras que puedan albergar. Si bien se procura una asociación natural entre larvas y pupas y los contenedores, no necesariamente esta se logra, y con ella tampoco la necesidad de su eliminación.

Por otro lado, en determinadas regiones, la falsa exclusividad de las bandas blancas en los apéndices lleva a percibir a todos los mosquitos adultos con esta característica como *Ae. aegypti*. Esta falta de discernimiento entre las especies no detenta contra las sugerencias de prevención aunque sí sobre alerta a la población. Esta circunstancia sólo podría capitalizarse si se tradujera en una mayor intervención de la ciudadanía sobre los criaderos potenciales.

En todo momento es necesario evaluar si un mensaje de competencia epidemiológica que pretende impactar a la ciudadanía está bien elaborado. Esto implica que sea suficientemente potente y claro (evitando todo tipo de confusiones), y que en este caso tenga además el alcance adecuado para que al ser recibido se concrete un cambio en la praxis. Para ello, entre otros componentes, deben tenerse en cuenta los términos que se utilizan de manera tal que se eviten ambigüedades o faltas de comprensión del sujeto receptor del mensaje, dado que la diversidad cultural de la población no garantiza que aquel cuente con las herramientas necesarias para la decodificación esperada. Por ejemplo, la palabra *descacharrización*, que fue introducida y usada extensivamente en Argentina a comienzos de la década del 2000 (luego de las primeras epidemias), tuvo problemas para su interpretación, que de ningún modo es obvia. En este país resulta exótico el término cacharro para referir a contenedores habituales en las viviendas; la palabra vulgarmente más utilizada aquí es tacho. En Entre Ríos se detectó que aquella expresión no era totalmente comprendida, por ejemplo, solo se asociaba a eliminar objetos inútiles, mientras que escasamente se tomaban otras medidas, o bien se consideraban de menor importancia. Para subsanarlo se explicitó el significado de descacharrización mediante charlas informativas, divulgación en diarios y revistas, folletos y visitas domiciliarias. Posteriormente se evaluó si este término era realmente comprendido y si se cumplía su finalidad. El resultado fue positivo, dado que las familias que interpretaban mejor el concepto y que llevaban a cabo esta tarea con mayor frecuencia no tenían criaderos de mosquitos en sus casas (Burroni *et al*., 2015).

Es importante tener en cuenta que para elaborar una recomendación coherente deben identificarse las necesidades y los hábitos culturales de la población. En las Islas Fiji (Raju, 2003), Tailandia (Koenraadt *et al*., 2006), Camboya (Khun y Manderson, 2007), Cuba (Sanchez *et al*., 2009) e India (Arunachalan *et al*., 2012) así como en Argentina (Schweigmann *et al*., 2009) se ha concluido que las medidas más efectivas de control deben ser compatibles con las prácticas de uso del agua, como lo es su acopio en sitios donde el abastecimiento es dificultoso.

Resulta interesante e imperioso conocer las

representaciones mentales de los ciudadanos para poder luego articularlas en abordajes que promuevan en ellos los hábitos tendientes a disminuir la población de mosquitos. Desde hace aproximadamente dos décadas, con el objetivo de mejorar políticas sanitarias, los datos obtenidos a partir de encuestas realizadas a los moradores de viviendas visitadas se han comenzado a integrar en proyectos de divulgación y/o de investigaciones científicas, que en algunos casos articulan tareas con entes gubernamentales. Una forma de hacer un uso valioso de la información recopilada acerca del dengue es emplearla para construir nuevos mensajes, o para introducir cambios en el contenido de aquellos ya elaborados (en respuesta a la urgencia frente a las alertas sanitarias) sin sondeos previos, pero que son susceptibles de ser modificados. Paralelamente, esa nueva información permite redireccionar las tareas de divulgación científica a través de los canales más adecuados. Ciertas rutinas locales o regionales que congregan a la comunidad en determinados espacios y momentos pueden aprovecharse para la difusión de conocimientos y medidas preventivas, con el fin de involucrar a sus habitantes como actores responsables en el cuidado de todo tipo de elementos que puedan acumular agua en sus hogares, no solamente aquellos que entran en el concepto popular de cacharro u objeto inútil. Tal es el caso de experiencias recientes que lograron concitar la atención de pobladores de todas las edades en el marco de eventos masivos. Una de las ventaja de este abordaje interactivo es que brinda la oportunidad de despejar inquietudes, a diferencia de la unidireccionalidad de las propuestas tradicionales a través de otros medios de difusión (Burroni, datos no publicados).

A partir de nuestra experiencia en trabajos previos que evidenciaban el desconocimiento de los ciudadanos acerca del ciclo de vida de los mosquitos (en especial, el aspecto *in vivo* de las formas inmaduras), las siguientes encuestas y entrevistas fueron acompañadas por larvas y pupas (vivas o fijadas). De esta manera, este complemento tuvo una doble función: verificar su reconocimiento por parte de los entrevistados y ayudar a la divulgación de los estados menos conocidos. A partir de su identificación, los entrevistados reconocerían estas formas en desarrollo en sus propias viviendas.

Para abordar mejor el problema, consideramos que las necesidades y prácticas culturales, el nivel de conocimiento y la percepción de la ciudadanía respecto de los mosquitos en su rol como vector son aspectos que deben ser estudiados con mayor profundidad en los diversos contextos sociales. De esta manera, la implementación de las modalidades más apropiadas para la transmisión del mensaje, ajustadas a las particularidades de cada entorno, tendrá mejores resultados que las recomendaciones tradicionales. Toda estrategia debe ser evaluada a nivel local con metodología rigurosa para conocer su impacto real.

El papel del Estado

Tradicionalmente se identificaba al Estado como único subsidiario de las medidas tendientes a la promoción de la salud, tales como el saneamiento del espacio público y el control químico en zonas de brotes. Esta situación parece resistente al cambio cuando se trata de enfermedades transmitidas por insectos, dado que los ciudadanos demandan control químico sistemático independientemente de su necesidad. Además, en este campo aún persiste la tendencia a esperar la toma de medidas exclusivamente gubernamentales, o de modo vertical (modelo básicamente *top-down*), a partir de la concepción popularmente arraigada de un Estado proveedor, protector, decisor y ejecutor, como ha sucedido históricamente para el Mal de Chagas-Mazza y la malaria, entre otras, cuyos controles residían básicamente en la aplicación de insecticidas. El público en general suele respaldar este enfoque, dado que lo exime de responsabilidades y compromisos allende a los de naturaleza legal o privada. Focalizar el control en el mosquito adulto, que en el caso del dengue implica la aplicación de productos químicos en los conglomerados urbanos, no sólo conlleva altos costos económicos sino que causa un gran impacto negativo, tanto ecológico como sanitario, deteriorando la salud de las personas. Cabe recordar también que en las sucesivas generaciones de mosquitos puede observarse la aparición de resistencia a los insecticidas aplicados, fenómeno preocupante por la pérdida de eficacia de la medida en ausencia de formulaciones alternativas.

Paralelamente, el ciudadano medio se considera responsable, en general, sólo del cumplimiento de la aplicación de vacunas, de la higiene personal y del hogar, y de una alimentación adecuada. Una mirada como la descripta resultaría preocupante en el marco de una enfermedad de transmisión vectorial como el dengue que requiere de participación comunitaria.

En la mayoría de las sociedades el Estado

conserva una fuerte influencia como principal impulsor y organizador de las actividades de promoción de la salud, considerándose en algunos sitios el único responsable (Toledo-Romaní *et al*., 2006; Khun y Manderson, 2007). Liborio *et al.* (2004) señalan que una mayor intervención estatal posibilita crear mejores condiciones para que las personas participen. Por el contrario, su ausencia puede llevar a la comunidad a no percibir el riesgo de enfermarse de dengue y, por ende, a no tomar medidas preventivas (Toledo-Romaní *et al.,* 2006). Existe una tradición en considerar que las acciones individuales no son importantes para eliminar el *Ae. aegypti.* Esta posición y rol pasivo por la falta de interés y confianza en las actividades de control colocarían al dengue como un evento que no es posible eludir (Lloyd *et al.*, 1994; Toledo-Romaní *et al.*, 2006). Por otro lado, esto no desresponsabiliza al Estado cuyo papel es claramente crucial en las acciones de su competencia, como lo es proporcionar los servicios básicos de modo apropiado. Así, la falta o la insuficiencia en el suministro de agua, por ejemplo, pueden llevar a los ciudadanos a estar obligados a acumularla en sus hogares en diversos recipientes para usos varios. Otro caso es la ineficiente o escasa recolección de residuos domiciliarios, dado que al existir entre ellos elementos que puedan acumular agua que no sean retirados o reciclados en el tiempo adecuado, también podrían resultar potenciales criaderos. Lo mismo ocurre con los depósitos de autos o de elementos de otra índole.

El sostenimiento como desafío clave

El sostenimiento de políticas de prevención es el componente clave para evitar epidemias de dengue. Esto se encuentra íntimamente ligado a su sustentabilidad, que depende fuertemente de la inversión pública y de la iniciativa privada. La eventual ausencia o demora de fondos estatales en los sectores de salud encargados de estrategias tendientes a la reducción de la población del vector, y de las acciones de difusión, genera discontinuidades que perjudican severamente el panorama. Situaciones como estas han sido frecuentes en los programas de tipo vertical (centralizados), los únicos vigentes para administrar políticas sanitarias en la mayoría de los países. Park *et al.* (2004) han enfatizado que para alcanzar la sostenibilidad es necesario cambiar hacia nuevas estrategias en las cuales los recursos y la toma de decisiones no estén centralizados. En este sentido, las actividades de divulgación tienen como objetivo la promoción del compromiso imprescindible de la ciudadanía. A través del trabajo participativo de los habitantes, individual o colectivamente, asumen responsabilidades para identificar necesidades, perfilar potenciales soluciones y planificar las estrategias de resolución ante los problemas de salud (Hoyos-Rivera y Pérez-Rodríguez, 2009). Para lograr un interés acorde con este objetivo se requiere de una comunicación eficiente, que no sólo informe sino que también convenza a todos los ciudadanos de la importancia del tópico en sí y de las medidas que deban implementarse. Al lograrse este objetivo, la sociedad se convertiría en partícipe consciente y activo de su contexto sanitario. Sin embargo, una de las mayores preocupaciones acerca de la comunicación y elaboración de mensajes en este contexto consiste en la incerteza en cuanto al éxito a alcanzar. No parece existir una forma universal para lograr la atención requerida de la comunidad, pero se ha observado que si los pobladores se sienten involucrados en las propuestas, se obtendría una mayor participación ciudadana.

Como ya se ha mencionado, seguir estrategias en las cuales los recursos y la toma de decisiones estén descentralizados (Ravi-Kumar y Gururaj, 2005) resultaría la opción más adecuada para un modelo sustentable (Pérez-Guerra *et al.,* 2005). Se necesita complementar las iniciativas estatales con cambios en los hábitos de los ciudadanos y de una acción conjunta de estos, que devenga en cooperación comunitaria, para mantener sin criaderos las casas y los espacios públicos. Los primeros programas de control basados en la comunidad, a través de los años 1980 y principios de los 1990, mostraron que es fundamental generar un sentido de pertenencia para que sean sostenibles (Gubler y Clark, 1996). Como viene sugiriéndose desde hace más de dos décadas, son necesarios programas con objetivos claros y sostenidos y que los pobladores se apropien de los mismos (Spiegel *et al.,* 2005). El Estado debería mantener una política ambiental inclinada al saneamiento habitual de aquellos lugares de su competencia, como son los basurales y predios de uso común, pero también la ciudadanía, debe a la vez procurar no incrementar e incluso reducir los posibles criaderos de *Ae. aegypti* en espacios públicos y privados. La gran barrera a superar para que estos programas sean sustentables estaría vinculada al intercambio de conocimiento y la cooperación transdisciplinaria dificultosas entre los diferentes actores sociales (políticos, ciudadanos y científicos de diversas áreas) (Spiegel *et al.*, 2005). Existen en Argentina publicaciones recientes, promisorias y alentadoras en este sentido (Schweigmann *et al.*, 2009; Basso, 2010; Tejerina *et al*., 2011).

Proyecciones y necesidades

Es indudable que el nivel de conocimiento de las personas acerca de las enfermedades transmisibles, y del dengue en particular, es notablemente mayor que el de hace algunas décadas. Sin embargo, este avance no ha sido acompañado proporcionalmente por una reducción de la población del vector. Esta expectativa proviene de asumir que un individuo informado puede convertirse en un partícipe activo de los cambios sanitarios que están a su alcance. La naturaleza doméstica del desarrollo de este mosquito involucra a los ciudadanos como responsables de las medidas preventivas. El hallazgo de un gran número de criaderos dentro y fuera de las viviendas, aun de moradores bien informados, indica que aquellas han fallado. Los conocimientos acerca de la enfermedad, de sus modos de transmisión y de la biología del vector no garantizan la aparición de acciones tendientes a la disminución de los potenciales criaderos. Ante este panorama, la clave del control del vector y concomitantemente del dengue sería trabajar disminuyendo la brecha motivacional entre los saberes de la población y las prácticas sustentables para la reducción de los sitios de cría del mosquito. Asimismo resultaría promisorio generar espacios de discusión que echasen luz a las confusiones habituales, como sucede al asociar erróneamente ciertos aspectos de la biología de otros mosquitos comunes (ej. los del género *Culex*) como responsables de la transmisión del dengue. Además de explicitar las medidas específicas recomendadas para eliminar o evitar los variados tipos de hábitats larvales (Winch *et al.*, 2002), los mensajes deberían contemplar explícitamente la relación entre aquellos, los huevos, las larvas y los mosquitos adultos. Muchas veces se asume la interpretación de esta asociación así como las transformaciones sucesivas que ocurren en el desarrollo de estos insectos. Sin embargo, por su complejidad, tal vez merezcan mayor atención si pretendemos que se las advierta como un peligro potencial. Creemos entonces que es importante dar mayor relevancia a su significación en las distintas tareas de divulgación, empleando representaciones vinculantes y/o material biológico, advirtiendo sobre el breve lapso que puede separar los estados inmaduros del adulto (más directamente identificado con la enfermedad) y con ello remarcar la urgencia en la remoción de los potenciales criaderos.

En cada localidad debería focalizarse el cuidado en aquellos recipientes más importantes en la producción de mosquitos, en base a la información recabada y analizada, tal como lo sugiere el método de monitoreo entomológico "Levantamiento de Índices Rápidos de *Aedes aegypti*" (LIRAa), que identifica los criaderos más relevantes, los grados de infestación de este vector en los sitios estudiados y, con ello, el riesgo de transmisión de sus enfermedades asociadas. A partir de estas consideraciones se pueden elaborar mensajes más ajustados a las necesidades y a las prácticas locales y regionales, plasmándose esas particularidades en acciones concretas. Para alcanzar un mayor impacto de las tareas de promoción, sugerimos la realización de experiencias en las cuales se procure reconocer, conjuntamente con el personal idóneo, las distintas etapas del mosquito en sus criaderos reales (donde se las encuentra al momento de la inspección) y potenciales (recipientes disponibles en las viviendas y sus alrededores), y se ejecute su eliminación.

En este marco, evaluar cada criadero potencial (en cuanto a su valoración y rol efectivo), la factibilidad de actividades individuales y conjuntas, en cuanto a su naturaleza y duración, y las condiciones y limitantes de los servicios brindados en cada comunidad en particular, generaría información imprescindible para idear proyectos viables de enfoque intersectorial (ej. en el mejoramiento de la provisión de agua, del manejo de residuos, del acceso al sistema de salud, etc.). En este sentido, los abordajes que contemplen las costumbres de cada comunidad y sus intereses particulares, dentro de proyectos que incluyan otras dimensiones culturales, puede resultar la modalidad ideal para atraer la atención de todos sus miembros. Eventos locales que congreguen a gran parte de la población, como ferias y festivales, constituyen un contexto propicio para acercar con éxito los saberes teórico-prácticos fundamentales en este tema. Esta modalidad permitiría disminuir la típica tensión generada por los imperativos que deben enfrentar los ciudadanos, aunque en este caso se trate de las premisas necesarias para el cuidado de su propia salud. Ligar actividades recreativas y aprovechar el clima distendido de los momentos de esparcimiento ofrecería espacios promisorios para optimizar la recepción y comprensión del contenido a comunicar, que quedaría reinterpretado en un contexto más cercano a los intereses y necesidades de cada sociedad (Burroni *et al.*, 2016b).

Es importante que los mensajes acentúen, además, la responsabilidad individual en la prevención del dengue (Perez-Guerra *et al.*, 2005), dado que la situación propiamente urbana -tanto para conglomerados planificados como no planificados- de esta enfermedad es el resultado colectivo de acciones individuales. Esto se vincula a la percepción del espacio público como opuesto a la propie-

dad privada, fuera del dominio del ciudadano, quedando su cuidado fuera de las competencias particulares. La reversión de esta situación implica generar también responsabilidades colectivas y la organización de colectivos territoriales que articulen la iniciativa popular con las acciones gubernamentales. El camino a seguir para alcanzar buenos resultados involucra la acción comunitaria a partir del conocimiento activo y coordinado de todos y cada uno de los ciudadanos. Las nuevas metodologías apoyadas por la evidencia enfatizan en proveer a los miembros de la comunidad conceptos claves y entrenamiento. De esta manera podrían aunar su propia información, evaluar los programas de control, y generar e implementar sus propias intervenciones mejoradas basadas en los éxitos y desafíos encontrados en sus escenarios culturales y geográficos específicos (Kyle y Harris, 2008). Afianzar y aglutinar las tareas en las organizaciones locales, considerando características particulares y recursos propios es la manera de garantizar la puesta en práctica de la prevención y la sustentabilidad de esta por parte de la comunidad (Liborio *et al.*, 2004).

Explorar los motivos que den lugar a una explicación sobre la discordancia presentada en este capítulo parece la clave para el progreso sanitario en torno a una enfermedad vectorial como el dengue. Para ello se requiere de estudios complejos que involucren ópticas interdisciplinarias y sus análisis en las diversas escalas y dimensiones. Todo indica que en el futuro los programas que integren estos resultados resultarán más promisorios en subsanar dicha brecha, y en consecuencia, en reducir la población del mosquito. Los nuevos programas incluirían mensajes destinados a la comunidad elaborados de manera más precisa y exitosa en términos de cómo evitar criaderos en las casas, de tiempo y de recursos económicos y, por sobre todo, en su objetivo prioritario: la salud de los ciudadanos.

Bibliografía

1. Ainete MV, Frías-Céspedes M, Fernández A, Estallo E, Amieva M, Benitez E, Ludueña-Almeida F, Almirón W. 2012. Dengue: aplicación de método LIRAa. Vigilancia entomológica. Provincia de Córdoba, Argentina. Octubre de 2009- mayo de 2012. XV Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 46.
2. Anacoreto N, Cevey A, Lopez-Alarcon M, Macchiaverna N, Ojeda C, Ceriani E, Saracino P, Padulles L, Guntin E, Contreras M, Alvarez-Costa A, Cuervo E, Rodríguez M, Piantanida P, Maqueda C, Guillade G, Lobato P, Pujadas P, Perkins A, Burroni N. 2011. Evaluación de la relación entre el conocimiento y la prevención de criaderos de *Aedes aegypti* en domicilios de CABA y GBA. XIV Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 129.
3. Arunachalam N, Tyagi BK, Samuel M, Krishnamoorthi R, Manavalan R, Tewari SC, Ashok-Kumar V, Kroeger A, Sommerfeld J, Petzold M. 2012. Community-based control of *Aedes aegypti* by adoption of eco-health methods in Chennai City, India. Pathog Glob Health. 106: 488-496.
4. Apaz G, Zanotti G, Picasso P, Montes P, Gonzalez-Márquez ME, Luna MC, Gorosito I, Ostera JM, Raño M, Cuello EM, Bormioli E, Burroni N, Freire G. 2009. Abundancia de *Aedes aegypti* en Buenos Aires durante las epidemia de dengue de 2009 en Argentina y características de sus criaderos. XII Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 34.
5. Ashok-Kumar V, Rajendran R, Manavalan R, Tewari SC, Arunachalam N, Ayanar K, Krishnamoorthir R, Tyagi BK. 2010. Studies on community knowedge and behauvior following a dengue epidemic in Chennai city, Tamil Nadu, India. Trop Biomed. 27: 330-336.
6. Basso C. 2010. Abordaje ecosistémico para prevenir y controlar al vector del dengue en Uruguay. Montevideo: Universidad de la República Uruguay Press.
7. Bejarano JFR. 1979. Estudio sobre la fiebre amarilla selvática en la República Argentina, Subsecretaria de Medicina Sanitaria, República Argentina.
8. Bhatt S, Gething PW, Brady OJ, Messina JP, Farlow AW, Moyes CL, Drake JM, Brownstein JS, Hoen AG, Sankoh O, Myers MF, George DB, Jaenisch T, Wint GR, Simmons CP, Scott TW, Farrar JJ, Hay SI. 2013. The global distribution and burden of dengue. Nature. 496: 504-7.
9. Burroni N, Oberlaender S, Rizzotti A, Schweigmann NJ. 2005. Grado de conocimiento sobre el ciclo de vida de *Aedes aegypti* y de transmisión de dengue en una comunidad de un barrio de la Ciudad de Buenos Aires. IV Jornadas regionales sobre mosquitos. San Miguel de Tucumán, Argentina. p. 2.
10. Burroni N, Freire G, Roldán G, Cristobal Miguez J. 2009. Comparación en dos ciudades de Argentina sobre el conocimiento de sitios de cría y modos de evitar picaduras de *Aedes aegypti*. V Congreso argentino de parasitología. Acta Bioquímica Clínica Latinoamericana. p. 80.
11. Burroni, N, Freire, G, Blanco, P, Cristobal Miguez, J, Zanotti, G, Apaz, G, Martinez Borda, G, Roldán, G. 2010. Niveles de infestación de *Aedes aegypti* en la ciudad de Colón, Entre Ríos antes y después de la epidemia de dengue de 2009 en Argentina. VII Jornadas regionales sobre mosquitos, Posadas, Argentina. p. 17.
12. Burroni N, Dea C, Flaibani N, Barbero N, García M, Freire G. 2015. Conocimiento de la finalidad de la descacharrización y relación de la frecuencia de esta actividad con la infestación con mosquitos domiciliarios. XVII Simposio sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores, Buenos Aires. Argentina. p. 83.
13. Burroni N, Schweigmann N, Oscherov E B, Rossi G C, Marcos E R, Gleiser R M, Walantus L H. 2016a. *Aedes aegypti*, el dengue, los mensajes desacertados y las falsas alarmas. Dsiponible on line: https://dengueinfoar.wordpress.com/category/principal/comentario/reflexiones-ambientales-urbanas/page/2/
14. Burroni N, García M, Flaibani S, Nieves E, Flaibani N, Avalos A, Panozo C, Roldán de Minhondo. 2016b. Patios y jardines en armonía con el ambiente: una estrategia para reducir criaderos de *Aedes aegypti* en pequeños municipios. X Jornadas regionales sobre mosquitos. Mar del Plata, Argentina. p. 94.
15. Caballeros-Hoyos R, Torres-López T, Chong-Villareal F, Pineda-Lucatero A, Altuzar- González M, López–Coutiño V. 2006. Rev Saúde Pública. 40: 126-133.
16. Chiavallioti-Neto F, de Moraes MS, Fernandez MA, 1998. Avaliacão dos resultados de atividades de incentivo à participacão da comunidade no controle da dengue em um bairro periférico do municipio São José do Río Preto, São Pablo, e da relacão entre conhecimentos e praticas desta populacão. Cad Saúde Pública. 2: 101-110.
17. Clark G. Situación eídemiológica del dengue em América Desafíos para su vigilância y control Salus Pública Mex. 37: S5-S11.
18. Cummings DA, Irizarry RA, Huang NE, Endy TP, Nisalak, A, Ungchusak K, Burke DS. 2004. Travelling waves in the occurrence of dengue hemorragic fever in Thailand. Nature. 427: 344-347.
19. Degallier N, de Tarso-Ribeiro-Vilarihos P, Carvalho MSL, Knox MB,

Caetano J. 2000. People's knowledge and practice about dengue, its vectors, and control means in Brasilia (DF), Brazil: its relevance with entomological factors. J Am Mosq Control Assoc. 16: 114-123.
20. Gubler DJ. 2011. Prevention and control of *Aedes aegypti*-borne diseases: lesson learned from past successes and failure. Asia Pac J Mol Biol Biotechnol. 19: 111-114.
21. Gubler DJ, Nalim S, Tan R, Saipan H, Sulianti-Saroso J. 1979. Variation in susceptibility to oral infection with dengue viruses among geographic strains of *Aedes aegypti*. Am J Trop Med Hyg. 28: 1045-1052.
22. Gubler DJ. 2004. Cities spawn epidemic dengue viruses. Nature Medicine. 10: 129-130.
23. Gubler DJ, Clark GG. 1996. Community envolvement in the control of *Aedes aegypti*. Acta Trop. 61: 169-179.
24. Gupta P, Kumar P, Aggarwal OP. 1999. Knowledge, attitude and practices related to dengue in rural and slum areas of Delhi after the dengue epidemic of 1996. J Comm Dis. 30: 107-112.
25. Hoyos-Rivera A, Pérez-Rodríguez A. 2009. Nivel de conocimientos sobre el dengue en San Mateo, Anzoátegui, Venezuela. Rev Cubana Salud Pública. 35: 161-172.
26. Khun S, Manderson L. 2007. Community and school-based health education for dengue control in rural Cambodia: a process evaluation. Plos Negl Trop Dis. 1: e143.
27. Koenraadt C, Tuiten W, Sithiprasasna R, Kijchalao U, Jones J, Scott T. 2006. Dengue knowledge and practices and their impact on *Aedes aegypti* populations in Kamphaeng Phet, Thailand. Am J Trop Med Hyg. 74: 692-700.
28. Kyle JL, Harris E. 2008. Global Spread and Persistence of Dengue. Annu Rev Microbiol. 62: 71-92.
29. Lambrechts L, Scott TW, Gubler DJ. 2010. Consequences of the expanding global distribution of *Aedes albopictus* for dengue virus transmission. Plos Negl Trop Dis. 4: e646.
30. Leontsini E, Gril E, Kendall C, Clark GG. 1993. Effect of a community-based *Aedes aegypti* control programme on mosquito larval production sites in El Progreso, Honduras. Trans R Soc Trop Med Hyg. 87: 267-271.
31. Liborio M, Tomisani A, Moyano C, Salazar R, Balparda L. 2004. Estrategias de prevención de dengue - Rosario, Argentina. Rev Bras Epidemiol. 7: 311-327.
32. Lloyd LS, Ortega-Canto J, Kendall C. 1992. Results of a community-based *Aedes aegypti* control programme in Merida, Yucatan, Mexico. Am J Trop Med Hyg. 46: 635-642.
33. Lloyd LS, Winch P, Ortega-Canto J and Kendall C. 1994. The design of a community-based health education intervention for the control of *Aedes aegypti*. Am J Trop Med Hyg. 50: 401-411.
34. Martínez Borda G, Roldán G, Burroni NE, Freire G. 2009. Estudio de la situación de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en dos ciudades de la provincia de Entre Ríos. VI Jornadas regionales sobre mosquitos. Corrientes, Argentina. p. 32.
35. OPS/OMS. 2014. Número de casos del dengue grave notificados en las Américas por país. Disponible en: http://www.paho.org/dengue.
36. Oria G, Stein M, Gorodner JO. 2002. Mosquitos, sus criaderos y factores socioculturales de la población en el Nordeste Argentino. En: OD Salomón ed. Actualizaciones en Artropodología sanitaria Argentina, Publicación Monográfica 2, Buenos Aires. pp. 167-172.
37. PAHO. 1994. Dengue and dengue hemorrhagic fever in the Americas: guidelines for prevention and control. Scientifics Publication No. 548, PAHO, Washington, DC.
38. Parks WJ, Lloyd LS, Nathan MB, Hosein E, Odugleh A, Clark GG, Gubler DJ, Prasittisuk C, Palmer K, San Martín JL, Siversen SR, Dawkins Z y Renganathan E. 2004. International experiences in social mobilization and communication for dengue prevention and control. Dengue Bulletin. 28: 1-7.
39. Parks WJ, Lloyd LS. 2004. Planning social mobilization and communication for dengue fever prevention and control. A step-by-step guide. Geneva: World Health Organization.
40. Pérez-Chacón D, Sánchez-Valdés L, Castro-Peraza M, López-Mc Bean M, Freyre-Hechevarría B, Inerarity-Rojas C, Zabala-Argüelles MC. 2009. Práctica-teoría-práctica transformada de una experiencia de participación comunitaria en el control de *Aedes aegypti*. Rev Cubana Med Trop. 61: 282-287.
41. Pérez-Guerra CL, Seda H, García-Rivera EJ, Clark GG. 2005. Knowledge and attitudes in Puerto Rico concerning dengue prevention. Pan Am J Health. 17: 243-253.
42. Raju AK. 2003. Community mobilization in *Aedes aegypti* control programme by source reduction in peri-urban district of Lautoka, Viti Levu, Fiji Islands. Dengue Bulletin. 27: 149-155.
43. Ravi-Kumar R, Gururaj G. 2005. Community Perception Regarding Mosquito-borne diseases in Karnataka State, India. Dengue Bulletin. 29: 157-164.
44. Sanofi Pasteur. 2016. First vaccinations against dengue mark historic moment in prevention of infectious diseases. Disponible en: http://www.sanofipasteur.com/en/articles/First-Vaccinations-against-Dengue-Mark-Historic-Moment-in-Prevention-of-Infectious-Diseases.aspx.
45. Sanchez L, Perez D, Pérez T, Cruz G, Castro M, Kouri G, Shkedy Z, Van Lerberghe V, Van der Stuift P. 2009. Intersectorial coordination, community empowerment and dengue prevention: six years of control interventions in Playa Municipality, Havana, Cuba. Trop Med Int Health. 14: 1356-1364.
46. San Martín JL, Brathwaite O, Zambrano B, Solórzano JO, Bouckenooghe A, Dayan GH, Guzmán MG. 2010. The Epidemiology of dengue in the Américas over the last three decades: a worrisome reality. Am J Trop Med Hyg. 82: 128-135.
47. Schweigmann N. 2002. *Aedes aegypti* en la ciudad de Buenos Aires. Actas de las II Jornadas Regionales sobre mosquitos. Publicación Especial de la Sociedad Entomológica Argentina. 2: 13.
48. Schweigmann N, Rizzotti A, Castiglia G, Gribaudo F, Marcos E, Burroni N, Freire G, D´Onofrio V, Oberlander S, Schillaci H, Gómez S, Maldonado S, Serrano C. 2009. Información, conocimiento y percepción sobre el riesgo de contraer el dengue en Argentina: dos experiencias de intervención para generar estrategias locales de control. Cad Saúde Pública. 25: 137-148.
49. Spiegel J, Bennett S, Hattersley L, Hayden M, Kittayapong P, Nalim S, Nan Chee Wang D, Zielinski-Gutiérrez E, Gubler D. 2005. Barriers and bridges to prevention and control of dengue: the need por a social-ecological approach. Ecohealth. 2: 273-290.
50. Spiegel JM, Bonet M, Ibarra AM, Pagliccia N, Ouellette V, Yassi A. 2007. Social and environmental determinants of *Aedes aegypti* infestation in Central Havana: results of a case-control study nested in an integrated dengue surveillance programme in Cuba. Trop Med Int Health.12: 503-10.
51. Sprench MLF, Fernández-Carrillo F, Botinelli O, Merino D. 2007. Medición de impacto vectorial post-brote de dengue Corrientes-Argentina. X Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 71.
52. Sprench MLF, Ñancul E, Fernández-Carrillo FD. 2012. Experiencia en el control y la vigilancia de *Aedes aegypti* a través del ordenamiento ambiental en la ciudad de Corrientes. XV Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 102.
53. Swaddiwudhipong W, Chaovakiratipong C, Nguntra P, Koonchote S, Khumklam P, Lerdlukanavonge P. 1992. Effect of health education on community participation in control of dengue haemorragic fever in an urban area of Thailand. Southeast Asian J Trop Med Public Health. 23: 200-206.
54. Tejerina F, De Lima E, Carisimo C, Gay C, Benitez H, Montero G. 2011. Acción inter-organizacional para la promoción de la salud y prevención del dengue. Barrio San Marcos, Posadas, Misiones. XIV Simposio internacional sobre control epidemiológico de enfermedades transmitidas por vectores. Buenos Aires. p. 96.
55. Toledo-Romaní ME, Baly-Gil A, Ceballos-Ursula, E, Boelaert M, Van der Stuyft P. 2006. Participación comunitaria en la prevención del dengue: un abordaje desde la perspectiva de los diferentes actores sociales. Salud Pública de México. 48: 39-44.
56. UNICEF, 2009. Participación social en la prevención del dengue: Guía para el promotor. Argentina: UNICEF.
57. Valla V. 1998. Sobre participaão popular. Uma questão de perspectiva. Cad Saude Pública. 14: 7-18.
58. Van Benthem BH, Khantikul N, Panart K, Kessels PJ, Somboon P, Oskam L. 2002. Knowledge and use of prevention measures related to dengue in northern Thailand. Trop Med Int Health. 7: 993-1000.
59. Zanotti G, Apaz G, Martinez-Borda G, Roldán G, Freire G, Burroni N. 2009. Abundancia de *Aedes aegypti* y conocimientos de la población sobre aspectos relacionados con este mosquito en la ciudad de Colon, Entre Ríos. VI Jornadas Regionales Sobre Mosquitos, Corrientes, Argentina. p. 33.
60. WHO. 2009. World Health Organization. Dengue: guidelines for diagnosis, treatment, prevention and control. Geneva. Disponible en: http://whqlibdoc.who.int/publications/2009/9789241547871_eng. pdf
61. Winch PJ, Leontsini E, Rigau-Pérez JG, Ruiz-Pérez M, Clark GG, Gubler DJ. 2002. Community-based dengue prevention programs in Puerto Rico: impact on knowledge, behavior, and residential mosquito infestation. Am J Trop Med Hyg. 67: 363-370.

Acción comunitaria

Edmundo F. **Tejerina**
Lilian C. **Tarataglino**
Emilio A. **De Lima**
Yanina M. **Rodríguez**

Municipalidad de Posadas - Secretaría de Calidad de Vida. Posadas, Misiones.

eftejerina@yahoo.com.ar
lilitartaglino@gmail.com
marielrodriguez11.82@gmail.com
emiliodl87@gmail.com

"...las ciencias naturales no tienen conciencia de su inscripción en una cultura, en una sociedad, en una historia; las ciencias no tienen conciencia de su papel en la sociedad; las ciencias no tienen conciencia de los principios ocultos que comandan sus elucubraciones" (Morin, 1990).

Nuestro aporte es socializar la experiencia de trabajo realizado desde 2009 al 2015, junto a la comunidad de Posadas, Misiones. Desde el Instituto Municipal de Vigilancia y Control de Vectores se centralizó la atención en la participación de la comunidad en las acciones de control integrado de *Aedes aegypti* vector del dengue, fiebre amarilla urbana, chikungunya y Zika, y en la promoción de la salud desde escenarios educativos formales e informales. En este capítulo se abordan conceptos generales que han guiado nuestras tareas día a día, y algunas experiencias desde la óptica institucional de un municipio. Por último reflexionamos sobre los condicionantes y aspectos de relevancia a tener en cuenta en las acciones de control vectorial según nuestra praxis.

Consideraciones Generales

Desde la perspectiva de los proyectos de investigaciones científicas se pueden establecer muchos parámetros o variables que podrían tomarse para estudiar alguna de las características del insecto, desde lo genético hasta lo más amplio de su ecología y sus relaciones con la cultura. Sin embargo, cuando se trata de generar programas de control de insectos vectores que incluyan la promoción de la participación comunitaria, nos encontramos con una realidad más compleja, y con variables tan difusas que se hace difícil llegar a conclusiones que puedan prever el comportamiento y evolución de las enfermedades.

Es importante comprender que las enfermedades transmitidas por vectores *"...son el reflejo de un desorden ambiental complejo que afecta nuestra salud"* (Schweigmann, 2009). Esta situación se relaciona con los conocimientos, prácticas, hábitos y costumbres de la población; por ello se deben incluir conceptos e ideas de las ciencias sociales, que nos permitan analizar la dinámica de las enfermedades. Para ello se requiere realizar el esfuerzo para integrar las visiones biológicas y sociales en un modelo de gestión regional, y no caer en reduccionismos técnicos o disciplinarios.

Muchos gestores públicos, promueven el desarrollo de acciones reducidas en torno a la atención al paciente, conteo de casos y prácticas de control vectorial concentradas en épocas estivales, llegando a resultados efímeros y causando no solo un impacto negativo en el ambiente, sino también en el imaginario de la comunidad, tal como lo exponen las investigaciones de De la Cruz *et al.* (2001); Benítez-Leite *et al.* (2002); Caballero Hoyos *et al.* (2006); Hernández Barrios *et al.* (2012). Estos autores llegan a la conclusión de que las personas asocian la prevención del dengue o control del vector con la aplicación de insecticidas como única alternativa, no asumiendo su responsabilidad como participe activo del cuidado de su salud y del medio ambiente. Sin intenciones de redundar, traemos al recuerdo las postales de las noticias del verano de 2013, donde se hacían fumigaciones de las ruedas de automóviles sobre el Puente Roque González de Santa Cruz, paso fronterizo con Paraguay, una práctica que se replicó en otros puntos, como en las localidades de Eldorado e Iguazú, en la provincia de Misiones.

La redacción de éste capítulo tiene formato anecdótico en varios tramos, y es planteada de esta manera para evidenciar el trasfondo entre ideas, decisiones y resultados en la gestión sobre la prevención de las Enfermedades Transmitidas por Vectores (ETV) en un municipio.

La provincia de Misiones está ubicada geográficamente entre Brasil (noroeste), Paraguay (noreste), y la provincia de Corrientes al sudoeste, el

90% de sus límites es frontera internacional. El tráfico vecinal fronterizo es una característica de la región, siendo los principales pasos los puentes internacionales: Roque González de Santa Cruz (Posadas-Encarnación) y el Puente Tancredo Neves (Iguazú-Foz de Iguazú). La ciudad de Posadas, es parte del departamento Capital de la provincia de Misiones, está ubicada en el extremo suroeste de la misma; y concentra un tercio de la población provincial, con más de 300.000 habitantes y 90.000 predios según el censo de 2010.

Según los datos epidemiológicos del ministerio de salud el dengue ha presentado un ascenso de casos en la última década en la región, como así también de leishmaniasis (Gould *et al.*, 2013). En consecuencia, en 2008, la gestión municipal comenzó con la organización del Instituto de Vigilancia y Control de Vectores, que se formalizó en el organigrama con el decreto N° 2012/10, con el objetivo de entablar una política de estado con respecto a la problemática de enfermedades transmitidas por vectores. De esta forma se ampliarían las tareas de control químico que venía efectuando históricamente el Departamento de Saneamiento Ambiental, que hasta ese momento era la única área en el municipio dedicada a abordar la problemática.

Los manuales que tratan sobre la prevención del dengue, por ejemplo los elaborados por los Ministerio de Salud de Bolivia (2008), Argentina (2009), Uruguay (2011), y por los Ministerio de Salud de Córdoba (2015) y San Luis (2015), presentan desarrollos teóricos generales que sirven de guía para la implementación de programas locales. El objetivo de estos manuales, está basado desde la perspectiva de los expertos, pero dista de la realidad cotidiana de los municipios y su incumbencia en temas vinculados a la salud. En ellos se parte de una situación de estado municipal ideal, con recursos humanos y financieros que los municipios de nuestra provincia no cuentan.

Entre la necesidad y la espontaneidad

En 2008 se definió que el municipio debía generar una herramienta propia en el control de vectores, en principio, por el aumento de casos humanos de leishmaniasis visceral. Hasta ese momento eran tareas exclusivas de los ministerios de salud de la provincia y la nación, donde el municipio colaboraba con las directrices de estos, esencialmente en los trabajos de bloqueo químico.

La necesidad de contar con un área municipal para el tratamiento de esas problemáticas se acentuó después de la epidemia de dengue de 2009. Se convocó a profesionales y se realizó un diagnóstico sobre las necesidades de personal y recursos para el trabajo que se debía realizar en la ciudad. Aquí debemos imaginar la discusión de los siguientes planteos: "un técnico cada dos mil habitantes" y "podemos considerar la contratación de dos personas". Superada esta etapa, se constituyó un equipo de 11 operarios, compartiendo el lugar físico con las direcciones de Atención Primaria de la Salud y de Medicina Sanitaria en el subsuelo del edificio municipal.

A partir de la conformación del equipo, se iniciaron las actividades para obtener información sobre la dinámica espacial y temporal de los insectos vectores, mediante el monitoreo entomológico. A partir de los resultados, se empezaron a organizar las actividades de descacharrado, educación y movilización social. De ese modo se fue logrando mayor apoyo. En 2010 se inauguró un edificio propio y se incluyó en el organigrama municipal al Instituto de Vigilancia y Control de Vectores. En la actualidad la estructura institucional cuenta con un plantel interdisciplinario de 97 personas (profesionales y técnicos), laboratorio entomológico de 100 m^2, siete camiones para descacharrado, cinco vehículos utilitarios, máquinas livianas y pesadas para fumigación, entre otros elementos. Es fruto de un proceso de crecimiento, que implicó decisiones políticas, gestiones interinstitucionales, capacitaciones, planificaciones, sistematización y evaluación de las acciones.

A partir de fines de 2009, el monitoreo entomológico se realizó anualmente durante los meses de abril, septiembre y diciembre, se adoptó el formato y metodología de Levantamiento Rápido de Índices de *Ae. aegypti* (LIRAa), propuesto por la Organización Panamericana de la Salud (OPS) como sistema unificado para la vigilancia entomológica, y desde diciembre de 2009 a septiembre de 2015 se realizaron 18 operativos. Mediante este sistema se obtuvo la información de base sobre la dinámica espacial y temporal del mosquito, que permitió caracterizar los focos frecuentes y su relación con las actividades humanas, para llevar adelante acciones de prevención.

Los trabajos de laboratorio incluyeron determinación de especies, bioensayos para monitoreo de resistencia a insecticidas y análisis de datos, contando con un bioterio para *Ae. aegypti* y *Lutzomyia longipalpis* (Lutz y Neiva) (Diptera: Psychodidae).

El tratamiento focal se realizó principalmente mediante operativos de descacharrado, logrando

tener una frecuencia de tres veces por barrio por año; saneamiento y ordenamiento ambiental en domicilios, gomerías, cementerio y espacios públicos. Para el tratamiento de reservorios de agua no desechables, se utilizan larvicidas químicos y biológicos. Mientras que para el control de mosquitos adultos se realizan intervenciones químicas mediante rociamientos domiciliares, peridomiciliarios y espaciales con máquinas livianas y pesadas de niebla fría y caliente.

El reconocimiento social del instituto fue cobrando importancia. Actualmente es un punto de referencia para los vecinos con problemas o curiosidades vinculados a artrópodos en general, y en consultas por accidentes con especies ponzoñosas, brindando servicios de identificación y asesoramiento.

La promoción de la salud y educación ciudadana, se proyecta desde trabajos anuales educativos en conjunto con escuelas de los niveles primarios y secundarios, Centros de Atención Primara de la Salud (CAPS), Organizaciones No Gubernamentales (ONGs) y Comisiones Vecinales.

Muchos de los que comenzamos con este proyecto, no veníamos de lugares de gestión, lo que significó mucho aprendizaje; entender los tiempos políticos, generar y organizar la información para exponerla a la sociedad, comprender la lógica de los medios de comunicación, y los intereses alrededor de los sectores que gobiernan. Por lo tanto, debimos adecuar la mirada científica, a la realidad de la institución, teniendo en cuenta el contexto social y político.

Algunas experiencias
Nos “robaron” los floreros del cementerio

Los cementerios son lugares considerados como estratégicos o críticos según lo señalan Basso *et al.* (2010) en la propuesta de abordaje ecosistémico, la Organización Mundial de la Salud y el Programa Especial para Investigación y Capacitación en Enfermedades Tropicales (OMS y TDR, 2009) en sus guías para el manejo de vectores y suministro de servicios para el control de vectores. En esos sitios las poblaciones de mosquitos encuentran condiciones óptimas para su desarrollo, debido a la cantidad de recipientes con agua que tienen la función de floreros en las tumbas, además de la permanencia de personas en el lugar, en momentos de actividad del mosquito.

El cementerio “La Piedad” se encuentra ubicado al sudoeste del microcentro, en la chacra 60 (denominación de unidad catastral urbana de 4 x 4 manzanas o 16 ha), delimitada por las avenidas Almirante Brown, Santa Catalina, Martín Fierro y Tomás Guido, internamente se distribuye en ocho sectores, separado uno de otro por calles con abundantes árboles. Se estima que existen 23.000 tumbas, de las cuales el 25 % son nichos y panteones, las demás están a nivel del suelo. Según el relevamiento que hemos realizado en el año 2010, se ha verificado que el 43 % del total de las sepulturas tienen floreros divididos en las siguientes categorías: 26 % fijos, 13 % móviles y 4 % de ambos tipos.

Se realizaron entrevistas a las personas que acuden al cementerio, indagando sobre el conocimiento referido a la prevención del dengue y a los hábitos en el momento de la visita. Como resultado, se obtuvo que la totalidad de las personas entrevistadas, confunden la prevención del dengue con el desmalezamiento, y no relacionan su acción de colocar floreros con agua como factor que aumenta la posibilidad de proliferación de mosquitos en el predio.

Una solución al problema de los floreros fue colocar un contenedor con arena en el portal de entrada para ser usada en reemplazo del agua. Esta medida no fue aceptada por la sociedad. El resultado negativo se atribuyó a la falta de herramientas comunicacionales adicionales para promover la acción. Entonces, se confeccionaron carteles de gran tamaño, los cuales se ubicaron en sitios estratégicos del cementerio, recomendando el cambio de agua por arena húmeda, y al mismo tiempo se advertía que todos los recipientes que contenían agua serían eliminados. También se realizaron jornadas de sensibilización en las fechas de mayor concurrencia como el día de la madre, del padre, de los muertos y los domingos, mediante la entrega de folletería y consejerías a partir de una mesa dispuesta en la entrada. A pesar de los esfuerzos no se logró que los vecinos realicen esta acción por motivación propia, demostrando claramente la necesidad de plantear una nueva estrategia. Se tomó la decisión de eliminar los floreros móviles que contenían agua, en operativos mensuales, generando reacciones que provocaron algunas denuncias mediáticas sobre el “robo de floreros en el cementerio”.

Si bien creíamos haber superado el problema, se detectó una segunda dificultad. Si los recipientes depositados en los contenedores ubicados

en las calles internas no eran retirados inmediatamente del predio, nuevamente eran usados como floreros. Por lo tanto la coordinación entre el levantamiento de los floreros debía estar sincronizada con la limpieza de los contenedores.

Respecto de los floreros fijos, que en su mayoría son parte de la estructura de hormigón construida en las tumbas, el control periódico se realizó con larvicidas químicos y biológicos. Como medida sustentable se propuso realizar trabajos de sellado de estas cavidades para evitar que se acumule agua, acompañados de una campaña de comunicación para la concientización de la comunidad sobre la construcción de tumbas “anti-mosquitos”, estas acciones no pudieron ser concretadas debido a la finalización de la gestión.

Si bien la costumbre de llevar flores está arraigada en la cultura de nuestra sociedad, en regiones de riesgo creemos que como parte de la solución en cementerios públicos, se debe plantear una política de “floreros cero” o “floreros anti-mosquitos”, teniendo como referencia lo que ocurre en cementerios privados, donde está prohibida la colocación de floreros.

Comprar motomochilas y venenos ¡es la solución!

La ciudad de Posadas está constituida por 380 barrios, distribuidos en siete delegaciones municipales, muchos de los cuales se encuentran organizados en comisiones vecinales, integradas por vecinos *ad honoren*; que son las encargadas de gestionar las demandas de su comunidad y definir prioridades. Este puede ser uno de los aspectos más positivos de los aportes que pueden hacer dichas organizaciones locales. La OMS y el TDR (2009) consideran que las comunidades se organizan de muchas maneras, de modo que no hay una fórmula establecida para la interacción. Sin embargo, las iniciativas de movilización tienen que ser social y culturalmente apropiadas, y deben desarrollarse entre socios con un espíritu de respeto mutuo.

De las primeras reuniones con las organizaciones locales durante el año 2009, detectamos que la problemática del dengue no estaba incluida como prioridad, y esto repercutía en la convocatoria. Por otro lado, nuestra área tiene objetivos y mandato específicos, y depende de la Secretaría Municipal de Calidad de Vida, en los encuentros las dificultades que surgieron se debían a que los vecinos no diferencian la estructura del organigrama de la municipalidad. Por este motivo, cuando tienen la oportunidad de encontrar funcionarios que los escuchen, en este caso nuestro equipo, exponían todas las necesidades del barrio, por ejemplo mejoras de infraestructuras y servicios (empedrado, cordón cuneta, asfaltado, baldíos sin cuidado, servicios de recolección de residuos, entre otros), y adoptamos estrategias para brindar respuestas sobre como direccionar sus reclamos, en algunos casos redactando notas o cumpliendo el rol de interlocutor con las Secretarías de Servicios y Obras públicas, y otras áreas municipales. Estas gestiones generaron un vínculo de compromiso con los referentes de las otras áreas.

Las acciones tendientes a cambios conductuales, están orientadas a incrementar la protección personal frente al contacto con el vector (instalación de mosquiteros o empleo de repelentes). Otras acciones, sobre el domicilio y peridomicilio, que también implican cambios de conducta, son por ejemplo: los cuidados de los recipientes útiles, la eliminación de residuos y el manejo de criaderos naturales que pueden servir como lugar de reproducción de los vectores, cuyo impacto permite transformaciones transitorias del hábitat de los vectores (UNICEF-Argentina, 2010). En esta línea organizamos un proyecto desde el Centro de Atención Primaria de la Salud municipal (CAPS) del barrio San Marcos, para ubicarlo como centro de referencia de los barrios lindantes, convocando a los referentes barriales a participar del diseño de proyectos locales participativos, para la convocatoria del Programa Nacional Remediar + Redes del año 2009. En este marco se generaron capacitaciones, planificaciones y principalmente debates tendientes a unificar criterios, siendo uno de los puntos más interesantes de esa etapa. El esfuerzo del equipo técnico fue orientado a desarrollar estrategias para la enseñanza de la temática y movilización del barrio con el fin de discutir los saberes de la comunidad, en especial cuando estos se contraponen o relativizan las medidas de control necesarias. Solo para mencionar algunos ejemplos la idea de que el dengue está relacionado a la construcción de la represa Yacyretá, o que la única forma de prevención es comprar motomochilas e insecticidas para cada comisión vecinal de la ciudad para que realicen rociados semanales.

En los años siguientes se han replicado trabajos y proyectos en la comunidad con comisiones barriales. Las mejores experiencias que hemos tenido se lograron cuando las opiniones y aportes de los vecinos fueron tenidas en cuenta, no solo como una estrategia complaciente, sino cuando se sienten participes en la preparación, ejecución y evaluación del trabajo. Cabe destacar que el registro audiovisual

resulto muy valioso, permitiendo compartir la experiencia, logrando el reconocimiento del entorno barrial mediante el uso de las redes sociales.

Conectar los conocimientos y adecuarlos a la realidad

Uno de los mayores desafíos que tienen las instituciones del estado, nacional, provincial y municipal, que se dedican a generar conocimiento, y los dedicados a aplicar políticas públicas en diferentes temáticas, es la coordinación y la sinergia para mejorar las condiciones de colaboración mutua, intercambiando ideas, conocimientos y visiones, por medio de capacitaciones y trabajos en conjunto. Nos propusimos generar una red de asesoramiento y capacitaciones, entablando contactos con distintos centros de investigaciones reconocidos en el desarrollo de investigaciones científicas sobre vectores de enfermedades: el Centro de Investigaciones de Plagas e Insecticidas (CIPEIN), el Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), el Centro de Investigaciones Entomológicas de la Universidad de Córdoba, el Instituto Nacional de Parasitología Dr. Mario Fatala Chaben, el Centro Nacional de Diagnóstico e Investigación en Endemo Epidemias (CeNDIE), el Instituto Nacional de Microbiología Dr. Carlos Malbrán y el Depto. de Medicina Interna y Enfermedades Infecciosas de la Universidad de Medicina de Texas, EEUU. Con algunos colaborando y participando en proyectos de investigaciones básicas y aplicadas, con otros hemos participado en capacitaciones sobre taxonomía, pruebas de resistencia a insecticidas, control biológico, ecología de culícidos, flebótomos y roedores. También se han presentado estudios en conjunto, en congresos y jornadas científicas. Esta red ha permitido que los técnicos puedan acceder continuamente a capacitaciones sobre lo referido a enfermedades vectoriales.

Uno de los proyectos, en el cual colaboramos durante los años 2014 y 2015, fue el del armado de un equipo de control de vectores dentro de las Fuerzas Armadas. Esto fue programado por el Ministerio de Defensa, los profesionales del CIPEIN estuvieron a cargo de las capacitaciones, y fue dirigido al personal del ejército. En ese marco, nuestra participación desde el municipio consistió en continuar y consolidar en la práctica los conocimientos, actitudes y procedimientos, con los soldados asignados, en implementar metodologías de monitoreo entomológico, cartografía, control de focos, taxonomía y educación. Además del asesoramiento técnico y acompañamiento para la instalación de un laboratorio en el predio de la Brigada de Monte XII, ubicado en la ciudad en Posadas, con proyecciones de extenderlo a otras bases militares de la zona.

Durante el desarrollo del proyecto la principal dificultad estuvo vinculada a la articulación con el equipo militar, ya que se trata de una institución con una fuerte subordinación al mando superior, lo que generó contratiempos organizativos, además el control de vectores es una temática reciente dentro de la misma, por lo que es necesario un tiempo de acomodamiento.

¿Cuándo pasan a llevar las cubiertas?... hay mucho “dengue” acá

Los esfuerzos para el control de poblaciones de mosquitos deben estar dirigidos a los criaderos de mayor importancia epidemiológica, especialmente cuando existen limitaciones de recursos en lugar de dirigirlos a todos los tipos de recipientes. Dichas estrategias dirigidas requieren un entendimiento exhaustivo de la ecología local de los vectores y las actitudes y hábitos de los residentes en relación con los recipientes (OMS y TDR, 2009).

Las cubiertas o neumáticos representan uno de los criaderos más utilizados por *Ae. aegypti* (Maciá, 2006), la forma, el tamaño y material de estos objetos permiten acumular agua en su interior, dificultando su eliminación, creando un microambiente favorable para el desarrollo de los estados juveniles del mosquito. Según Manrique-Saide *et al.* (1998) el desarrollo y supervivencia de los estados inmaduros de *Ae. aegypti* es mayor en los neumáticos, y requiere menor tiempo para completar el ciclo biológico respecto de otros recipientes artificiales bajo condiciones naturales.

Los datos del Instituto de Vigilancia y Control de Vectores, establecen que las cubiertas representan en promedio el 15 % de criaderos en los hogares, según datos históricos de monitoreo entomológico a partir de los operativos que han empleado el método de muestreo LIRAa durante el período comprendido entre diciembre 2009 y septiembre 2015.

Para afrontar el problema de los neumáticos en desuso almacenados en las gomerías, se diseñó y ejecutó un programa municipal de retiro de los mismos. En la primera etapa se identificaron y georrefe-

renciaron 103 gomerías de las cuales se obtuvieron una serie de datos socio-culturales de los que podemos destacar que en el 53 % de las gomerías los neumáticos se acumulaban en la intemperie, en el 60 % se trabajaba ilegalmente (sin inscripción municipal), el nivel de escolaridad de los dueños y empleados es bajo, y la rotación de personal es constante. La ilegalidad del comercio fue la principal dificultad para la implementación del programa, debido al temor de los comerciantes a ser multados por los funcionarios municipales.

Durante 30 días aproximadamente, el equipo de técnicos realizó visitas periódicas a las gomerías, la predisposición por parte del personal a explicar el motivo por el cual debían ser retiradas las cubiertas del entorno laboral generó un ámbito de confianza que permitió, a corto plazo, superar ese inconveniente, pudiendo llegar al 100 % de las gomerías, de forma regular.

Los datos del programa citado cuyo título es: *"Diagnóstico situacional de las gomerías en la ciudad de Posadas y su relación con el desarrollo del mosquito Aedes aegypti"* fueron comunicados en el encuentro realizado por la Fundación Mundo Sano, en 2011.

Anteriormente a la realización de ese programa, los neumáticos eran descartados por los dueños de las gomerías o pagaban para que los retiren del local, siendo su lugar de destino final los arroyos o baldíos de la ciudad o bien eran quemados. En el relevamiento inicial, en noviembre de 2009, en el 72 % de los locales se encontraron larvas de *Ae. aegypti*, estos porcentajes fueron disminuyendo hasta alcanzar en 2015, el 10 y el 15 %. Para evitar que los porcentajes asciendan, es importante el seguimiento continuo del trabajo para evitar que los controles que hacen los empleados o dueños de las gomerías, en base a las recomendaciones dadas, no sean interrumpidos. Por año se retiran más de 15 mil neumáticos de la ciudad, sin contar los que se eliminan en el descacharrado de los hogares.

En la guías para el diagnóstico, tratamiento, prevención y control del dengue de la OMS y el TDR (2009), en su capítulo 3 "Manejo de vectores y prestación de servicios para el control de vectores", se aconseja que los neumáticos desechados se deben recoger, reciclar o eliminar mediante la incineración adecuada en instalaciones de transformación de desechos, por ejemplo incineradores, plantas de producción de energía u hornos de cal equipados con dispositivos para el control de emisiones. Sin embargo, en el municipio de Posadas, los neumáticos retirados tienen dos lugares de deposición, uno es el relleno sanitario ubicado en Fachinal a 30 km de la ciudad, concesionado por la empresa AESA Misiones. El otro lugar es una antigua cantera ubicada en la colonia San Isidro, a 2 km de la zona urbana, que es rellenada con ramas, electrodomésticos, escombros, y otros residuos sólidos entre los que se encuentran las cubiertas que suelen ser incineradas por personas que comercializan los metales que extraen de las mismas.

La venta de neumáticos se debería regular, e incentivar el correcto manejo y eliminación de los neumáticos viejos, a través del reciclado como por ejemplo: elaboración de suelas para zapato, pisos, empaques de caucho industriales, artículos domésticos o utensilios de viviendas, o utilización en pavimento de carreteras. Las regulaciones sanitarias deberían exigir que los neumáticos enteros que no puedan ser reciclados, sean sepultados en un área separada del relleno sanitario, para evitar que por la compactación, afloren y rompan el suelo (OMS y TDR, 2009). En una oportunidad nos reunimos con el responsable técnico de la empresa concesionaria del relleno sanitario de Fachinal y nos refirió que no estaba al tanto de la problemática ni tampoco había planes para abordarlo.

Es necesario establecer un programa regional para el tratamiento de las cubiertas en desuso, como así también generar leyes y ordenanzas adecuadas, e incluir al sector privado en la solución a este problema. Al respecto en dicho manual, la OMS y el TDR resaltan la importancia de la colaboración de la industria y el sector privado para promover la recolección y reciclaje de llantas usadas, plástico, aluminio, vidrio y otros recipientes. En la industria de la construcción, las asociaciones de arquitectos pueden ayudar a promover el diseño y la construcción de casas y lugares de trabajo saludables, a prueba de mosquitos. Desde el municipio y la provincia no hemos logrado obtener en los años de gestión, los recursos para el envío de los neumáticos a los puntos de acopio y reciclado. Un ejemplo de ellos es el de la localidad de Pacheco, provincia de Buenos Aires, que a partir de un convenio entre CEAMSE con Regomax S.A. y el área Caucho del Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI), lograron reciclar los neumáticos.

Proyectos educativos desde el municipio

Es reconocida la importancia que tienen los programas de educación para la salud, para reducir la incidencia de enfermedades, invalidez o muerte de personas causada por ETVs, y en particular, cuando aún no hay vacunas ni tratamientos eficientes, las actividades de concientización y sensibilización de la población son de vital importancia (Almirón y Crocco, 2007).

A partir de actividades en ámbitos de educación no formal como en las capacitaciones a comisiones vecinales, ONGs y personal municipal de otras áreas, percibimos que la visualización con lupas, materiales biológicos y audiovisuales, con la adecuación de los contenidos en función del nivel de desarrollo de las estructuras cognitivas de los asistentes y evitando el exceso del lenguaje biomédico, generaban mayor interés por la temática de los asistentes. En esos momentos era muy común que los alumnos, especialmente en la secundaria, refirieran a charlas anteriores, que estaban centradas en la cuestión médica de la enfermedad, y que les resultaban tediosas.

La contextualización de la acción pedagógica es una de las actividades docentes, imprescindible para promover el conocimiento significativo y la promoción de la salud desde las escuelas. Es por ello que se han elaborado materiales y recursos sustentados en datos obtenidos de trabajos cotidianos en los barrios de Posadas, como por ejemplo índices aédicos, acciones de descacharrados, tipos y cantidades de criaderos domiciliarios de mosquitos. De este modo las actividades se efectuaron de forma dinámica y participativa, propiciando un momento para la reflexión sobre las acciones cotidianas de los sujetos de aprendizaje y su entorno.

El abordaje holístico y contextualizado resulta interesante a los participantes, posibilitando reconocer los aspectos sociales, culturales, ambientales y biológicos, involucrados en la problemática, definido por autores como Almirón y Crocco (2007) como factores macro y microdeterminates, teniendo en cuenta la situación epidemiológica regional.

Después de hacer una evaluación de la tarea educativa que se venía realizando en el aula, que se basaba en el análisis de folletos o trabajos de búsqueda de información en internet, nos propusimos involucrar a los docentes, como un actor más activo, fomentando que sea un referente institucional para generar acciones de promoción de la salud junto a sus estudiantes. Esto trajo aparejada la necesidad de hacer una primera convocatoria. Si bien los docentes mostraron buena predisposición, a la vez manifestaron la sobrecarga de actividades extracurriculares, falta de capacitación en algunas áreas, sueldos bajos, la necesidad de trabajar en varias escuelas, además de los reiterados paros de actividades que realizan para reclamar sus derechos laborales. Entonces nos encontramos con una situación contradictoria entre la voluntad de los educadores y las falencias coyunturales propias del sistema educativo. Había que definir qué aspecto podíamos mejorar para contar con la incorporación de los mismos a los proyectos educativos. Para ello, necesitábamos estimular a los docentes mediante el reconocimiento institucional, por lo cual generamos un convenio tripartito entre el Municipio, el Ministerio de Educación y el Consejo General de Educación. Desde el área de educación del Instituto Municipal de Control de Vectores, diseñamos proyectos de capacitación, para lograr la valoración con puntaje docente. Después de varios meses, los proyectos fueron avalados y aprobados por dicho organismo. Sin embargo, para contar con la presencia de los docentes en los talleres fue necesario disponer de una resolución del Consejo para el no cómputo de las inasistencias de los educadores.

La convocatoria a los docentes, se realizó por los medios de comunicación y a través de la red interorganizacional que se conformó entre el municipio y las instituciones educativas, a partir de actividades realizadas previamente. También se realizaron reuniones en los establecimientos y se enviaron invitaciones formales.

El equipo municipal capacitador estuvo conformado por docentes, médicos, biólogos, veterinarios y antropólogos. En el diagnóstico se indagó sobre las estrategias de enseñanzas que venían siendo implementadas por los educadores para el abordaje del dengue y la leishmaniasis. Los resultados indicaron que los docentes desarrollaban clases o trabajos prácticos de análisis de folletos, como así también la investigación en internet, sin describir si contaban o no con herramientas para la evaluación de contenidos, lenguaje, fuente de la información, población destinataria, y desde que postura o visión de la educación para la salud, fueron confeccionados los materiales utilizados.

En los encuentros se trabajaron los diferentes aspectos de la problemática de las enfermedades vectoriales, incluyendo conceptos de ambiente y salud, tenencia responsable de mascotas y sus determinantes sociales. Los cursos fueron gratuitos y de modalidad semipresencial, se realizaron talleres cada 15 días, de abril a noviembre, y cada uno incluyó la redacción de trabajos sobre el tema abordado en la clase, también contaron con el apoyo bibliográfico en la página web del instituto.

Los docentes de la misma institución escolar

formaron equipos de trabajo, y dispusieron de un tutor municipal. Para la acreditación del curso debían diseñar y ejecutar un proyecto educativo junto a sus alumnos, para abordar algunas de las problemáticas de su comunidad. Se han logrado concretar decenas de producciones como obras de teatro, títeres, folletos, murales, salidas de campo, trabajos con ovitrampas, grupos de trabajo para realizar capacitaciones a otras aulas o escuelas, entre otras; instalando el modelo de trabajo para los siguientes años, y logrando conformar una red de trabajo cooperativo entre organizaciones.

Esas producciones fueron presentadas en las jornadas y en ferias de ciencias, algunos han competido y recibido reconocimientos locales, provinciales, nacionales e internacionales, como por ejemplo la Feria de Ciencias e Ingeniería celebrada en 2012, en Foz de Iguazú, Brasil. Los resultados generaron movilización en la comunidad educativa, promoviendo la continuidad de los proyectos en algunas instituciones, y logrando la incorporación en el Proyecto Educativo Institucional (PEI). Destacamos la experiencia de la escuela técnica provincial N° 1 “UNESCO”, donde se utilizó la orientación técnica como recurso para el abordaje de la problemática de la leishmaniasis visceral, permitiendo que los alumnos y docentes diseñen y construyan trampas de luz con materiales reutilizados. Esta, junto a otras experiencias fueron expuestas en las jornadas científicas sobre mosquitos realizadas en la ciudad de Posadas en el año 2012. El “estudio de poblaciones locales de mosquitos para la educación ciudadana y prevención de enfermedades vectoriales” fue un trabajo que se comunicó en el marco del IX Congreso Argentino de Entomología 2015, en función de los resultados obtenidos a partir de las experiencias educativas de los años anteriores.

Una particularidad de las intervenciones, es que permite que se desarrollen actividades fuera del aula, a partir de salidas de campo, mediante trabajos en horario de clase y/o de modalidad domiciliaria, con consignas referidas al estudio de su entorno con el acompañamiento de la familia. Referentes de la didáctica de las ciencias naturales como Hernández Caballero (1997) definen al entorno como el espacio físico que los alumnos pueden acceder de manera directa, siendo una fuente potencial de experiencias vividas. La escuela debe garantizar la ampliación de la experiencia de conocimiento del entorno, para aprender a disfrutar del conocimiento desde un aspecto positivo. También, dichos autores citan el papel didáctico de las salidas de campo, las cuales favorecen la inmersión en el entorno, lo que permite captar su amplitud, diversidad y complejidad, y la multitud de variables que interactúan en él; además de potenciar la curiosidad y ejercitar procedimientos científicos diferentes a las actividades cotidianas en el aula, y principalmente, ayudar a concientizar sobre la problemática natural y social del entorno, y a adoptar actitudes respetuosas y críticas en relación a su uso.

Las principales actividades de campo que los niños del sexto y séptimo grado de la primaria y alumnos del secundario realizaron fueron: diseño y monitoreo de ovitrampas, relevamiento de potenciales criaderos en su barrio, muestreo de larvas, diseño de trampas de luz, reconocimiento de sitios propicios para la presencia de flebótomos y detección de perros con signos de leishmaniasis. Estos trabajos educativos, fueron desarrollados a partir de un proyecto de investigación de los alumnos, que previamente pasaron por una etapa de capacitación y diseño de la experiencia.

Estas experiencias aportaron herramientas que se pueden implementar en la enseñanza, con aspecto innovador, que potencia el aprendizaje interdisciplinario para la educación de la salud con carácter transversal, contribuyendo a la formación científica ciudadana y educación ambiental, en búsqueda de la mejora de la calidad de vida más allá del control de las enfermedades transmitidas por vectores.

En la autoevaluación con los docentes y el equipo técnico, se detectaron como principales dificultades a nivel interinstitucional, tales como los horarios institucionales y trámites administrativos para las salidas de los alumnos en horarios de clases, huelga docente y demora desde el Ministerio de Educación en la evaluación y aprobación de los proyectos anuales. Desde el municipio el principal determinante fue la limitación del recurso humano, lo cual repercute en el alcance o inclusión de las instituciones en proyectos. De las 180 escuelas de la ciudad de Posadas, cada año, entre 20 a 30 grupos de estudiantes (uno por escuela) participan activamente. En las demás escuelas o aulas, se las incluyen a partir de charlas y jornadas educativas discontinuas.

Consideraciones Finales

Después de ocho años de trabajo desde el Instituto de Vigilancia y Control de Vectores, se logró instalar de forma progresiva, pero aún parcial, las temáticas de enfermedades transmitidas por vectores en la sociedad posadeña. Fue el propósito de este capítulo aportar una mirada interna en la gestión de

soluciones en algunos problemas que implican las ETV. Exponiendo la complejidad en el momento de pensar y abordar las prolijas recomendaciones teóricas.

Los postulados citados en el marco del programa de Municipios Saludables, coinciden con la propuesta de Mosquera *et al.* (2006), que establece que se debe definir claramente los roles y funciones en los niveles estatales; nacional, provincial y municipal, con acciones que se diferencien en la planificación y ejecución del componente de comunicación y movilización social dentro de los programas de control y prevención. Esto implica el fortalecimiento de la capacidad local e institucional, que a su vez está articulada a la formación y sostenimiento del recurso humano, y a la reasignación de recursos adecuados para llevar a cabo estas tareas.

Si bien en Argentina existen programas nacionales y provinciales de control de enfermedades transmitidas por vectores, desde nuestra experiencia fue difícil, y a veces imposible, poder trabajar en coordinación, debido a intereses de los particulares, falta de interés de funcionarios, diferencias políticas y personales entre los encargados de la toma de decisiones, desconocimiento técnico de los responsables, etc. Por lo que las actividades que se desarrollaron para diagnóstico y acciones fueron propuestas, dirigidas y financiadas a partir de iniciativas propias del municipio en casi su totalidad, logrando desarrollar acciones en conjunto de forma esporádica, principalmente en situaciones de emergencia sanitaria. Este contexto de falta de coordinación intergubernamental, se vio acentuada en el solapamiento de actividades, el manejo de la información y los criterios de trabajo. Es prioritario pensar y replantear desde las diferentes esferas de decisión técnica y política, de que forma la sinergia teórica anhelada, y tantas veces proclamadas en manuales y discursos, pueda concretarse en la práctica, optimizando los recursos; siendo una cuenta pendiente para las gestiones venideras.

Como antecedentes de trabajos comunitarios realizados y publicados en Argentina se pueden citar, entre otros, los efectuados por Masuh *et al.* (2003), Liborio *et al.* (2004) y Schweigmann *et al.* (2009) en Clorinda, Rosario y la ciudad de Buenos Aires respectivamente. En todos ellos se reflejan lineamientos generales de intervención que compartimos y desarrollamos cada año en el municipio de Posadas. El desafío es incorporar a las enfermedades vectoriales en una estrategia de política de estado, que no es lo mismo que incorporar a un organigrama institucional, teniendo continuidad en las acciones y que todos los municipios evaluados como de riesgo, cuenten con los recursos necesarios para proyectarse a futuro, para lograr lo que se pretende desde la promoción de la salud: el empoderamiento de la sociedad en el transcurso del tiempo.

Otro aspecto importante es la falta de conexión entre los centros de producción de conocimiento y los centros de aplicación de políticas públicas. En nuestro caso, si bien hemos logrado entablar relaciones con diferentes instituciones científicas, y avanzado en la cooperación en investigaciones, no se ha podido aún lograr coordinar trabajos con la Universidad Nacional con sede en Posadas, tanto para generar conocimientos locales, como así también brindar oportunidades para que la misma cumpla con su función social. Las experiencias de intervenciones comunitarias llevadas a cabo entre universidades y municipios, desde la perspectiva de las academias, en formato de proyectos, asesoramientos científicos y voluntariados, muestran solo un recorte de la realidad con que se enfrentan los municipios cuando deben asumir el tratamiento de las enfermedades vectoriales durante todo el año. Los municipios no cuentan con los medios para publicitar sus trabajos, dejando en evidencia la falta de una coordinación nacional que promueva el intercambio de experiencias. Además, no hay herramientas estandarizadas que permitan un análisis riguroso de efectividad de las acciones. La aplicación del programa LIRAa, es un claro ejemplo, es necesario tener una mayor discusión y análisis, buscando una relación entre lo que se sugiere desde el Ministerio de Salud de la Nación y lo que han desarrollado en las localidades del país.

Morrison *et al.* (2008) afirma, que en salud pública para llegar a una meta razonable; ésta debe estar fundada por un efectivo liderazgo y sustentada por la habilidad de tomar decisiones basadas en la evidencia, y de este modo, crear políticas científicamente fundadas, concienzuda planificación y ejecución, para lograr sustentabilidad indefinida. Creemos, que la profesionalización de los equipos de control de vectores en los municipios, es un requisito fundamental para dar respuestas calificadas, con criterios técnicos sólidos. Sin recursos humanos capacitados en cada municipio, que trabajen todo el año en condiciones laborales buenas, la lucha contra las enfermedades vectoriales será solo una quimera lejana.

Desde el plano político se debe comprender la necesidad de abordar las falencias de infraestructuras tales como la provisión de agua potable en calidad, cantidad y frecuencia; y diseñar servicios para el manejo integral de residuos sólidos urbanos, es decir, buscar soluciones de fondo mientras ponemos algunos parches, como por ejemplo: la aplicación de larvicidas en reservorios de agua en barrios con falencia en el suministro.

Comprender desde las esferas políticas que

las enfermedades de trasmisión vectorial tienen un componente social importante y que la solución no está en seguir buscando acciones "mágicas" en productos químicos o nuevas tecnologías. La inclusión de profesionales como antropólogos, sociólogos, biólogos u otros, en espacios donde se toman decisiones de gestión permiten abordar desde nuevas perspectivas en el ámbito de la salud cuando hablamos de las ETV.

Entre las cuestiones pendientes, podemos nombrar para la integración de la información, la configuración de mapas de riesgo estandarizados para todos los municipios, tales como los que propone Basso *et al.* (2010), desde un abordaje ecosistémico: *"(...) la representación espacial del entorno urbano ambiental y la elaboración de mapas temáticos con la superposición de los factores biológicos y sociales genera una cartografía de riesgo con pautas dirigidas a la prevención y mitigación del problema".*

Para el cierre invitamos a reflexionar como lo hace el personaje de la novela Moby Dick de Herman Melville publicada en 1851, interpretando a la problemática de las enfermedades vectoriales con los siguientes párrafos: "Como vanidoso y necio, pensó: es imposible para un hombre tímido y que no ha viajado, intentar conocer bien a esta extraordinaria ballena, únicamente observando el esqueleto muerto y ligero, extendido en este pacífico bosque. No. Solo en el corazón de los más vertiginosos peligros, solo inmersos en los torbellinos de sus enfurecidas aletas, solo en el inmenso mar profundo, se puede conocer a la ballena en toda su integridad, viva y verdadera".

Bibliografía

1. Almirón W, Crocco L. 2007. Mosquitos urbanos. Transmisores de dengue y encefalitis de San Luis. Manual de Capacitación Docente. Córdoba: Universitas Córdoba Ed.
2. Basso C, Caffera R, Detomasi S, García da Rosa E, Gómez M, Lairihoy R, Martinez M, Norbis W, Pereira J, Roche I, Romero S. 2010. Abordaje ecosistémico para prevenir y controlar al vector del dengue en Uruguay. Montevideo: Universidad de la República Ed.
3. Benítez-Leite S, Machi ML, Gilbert E, Rivarola K. 2002. Conocimiento actitudes y prácticas acerca del dengue en un barrio de Asunción. Rev Soc Bol Ped. 41: 40-45.
4. Caballero Hoyos R, Torres López T, Chong Villareal F, Pineda Lucatero A, Altuzar González M, López Coutiño B. 2006. Concepciones culturales sobre el dengue en contextos urbanos de México. Rev Saúde Pública. 40: 126-133.
5. De la Cruz AM, Mesa A, San Martín JL. 2001. La comunidad y el control de *Aedes aegypti*: percepción y comportamiento respecto al larvicida abate. Rev Cubana Med Trop. 53: 44-7.
6. Gould I, Perner M, Santini M, Saavedra S, Bezzi G, Maglianese M, Antman J, Gutiérrez J, Salomón O, 2013. Leishmaniasis Visceral en la Argentina notificación y situación vectorial (2006-2012). Medicina. 73: 104-110.
7. Hernández Barrios Y, Torres Rojo Y, García I, Lefevre P. 2012. Conocimiento del autofocal y las medidas de control de *Aedes aegypti* de la población de Ciego de Ávila. Memorias Convención Internacional de Salud Pública. Disponible en: http://www.convencionsalud2012.sld.cu/index.php/convencionsalud/2012/paper/viewFile/2177/886.
8. Hernández Caballero E. 1997. La Enseñanza y el aprendizaje de las Ciencias de la Naturaleza en la Educación Secundaria. En: Universitat Barcelona ed. Barcelona: Revista Educativa Digital. pp. 103-106.
9. Liborio M, Tomisani A, Moyano C, Salazar R, Balparda L. 2004. Estrategia de prevención de dengue, Rosario, Argentina. Rev Bras Epidemiol. 7: 311-327.
10. Maciá A. 2006. Differences in performance of *Aedes aegypti* larvae raised at different densities in tires and ovitraps under field conditions in Argentina. J Vector Ecol. 31: 371- 377.
11. Manrique-Saide P, Delfín González H, Parra Tabla V, Ibánez Bernal S. 1998. Desarrollo, mortalidad y sobrevivencia de las etapas inmaduras de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en neumáticos. Rev Bioméd México. 9: 84-91.
12. Masuh H, Coto H, Licastro S, Zerba E. 2003. Control de *Aedes aegypti* (L.) en Clorinda: un modelo para áreas urbanas. Entomol Vect. 10: 485-494.
13. Ministerio de Salud del Estado Plurinacional de Bolivia. 2008. Estrategia de gestión integral para la prevención y control del dengue en Bolivia. Disponible en: http://www.rapal.org/db_files/PlaguiAL_InfoPa_Bolivia_GestionIntegral_dengue_08.pdf.
14. Ministerio de Salud de la Nación Argentina. 2011. Situación del dengue en Argentina. Disponible en: http://www.msl.gob.ar/index.php/component/article/47-epidemiologia/50-dengue-argentina.
15. Ministerio de salud de la provincia de Córdoba. 2015. Plan estratégico de abordaje integral para la prevención y el control del dengue y la chikungunya en Córdoba: 2015 / 2017. Disponible en: http://educaweb.cba.gov.ar/edu_PLANdengue2015-2017.pdf.
16. Ministerio de Salud de la provincia de San Luis. 2015. Plan provincial de contingencia para dengue Provincia de San Luis. Disponible en: http://ministeriodesaludsanluis.com/.
17. Ministerio de Salud de la República Oriental del Uruguay. 2011. Manual de vigilancia y control de *Aedes aegypti*. http://www.msp.gub.uy/sites/default/files/archivos_adjuntos/Manual%20de%20Vigilancia%20y%20Control%20de%20Aedes%20aegypti%202011_0.pdf.
18. Morrison AC, Zielinski GE, Scott T, Rosenberg R. 2008. Defining challenges and proposing solutions for control of the virus vector *Aedes aegypti*. Plos Med. 5: e68.
19. Mosquera M, Obregón R, Lloyd LS, Orozco M, Peña A. 2006. Comunicación, movilización y participación: lecciones aprendidas en la prevención y control de la fiebre dengue (FD). Investigación & Desarrollo. 14: 120-151.
20. Organización Mundial de la Salud y Programa especial para investigación y capacitación en enfermedades tropicales. 2009. Dengue: guías para el diagnóstico, tratamiento, prevención y control. Disponible en: http://www.who.int/denguecontrol/resources/dengue_guidelines_2009/es/.
21. Schweigmann N. 2009. *Aedes aegypti* y la prevención del dengue. Boletín de la SEA. 20: 8-9.
22. Schweigmann N, Rizzotti A, Castiglia G, Gribaudo F, Marcos E, Burroni N, Freire G, D'Onofrio V, Oberlander S, Schillaci H, Gómez S, Maldonado S, Serrano C. 2009. Información, conocimiento y percepción sobre el riesgo de contraer el dengue en Argentina: dos experiencias de intervención para generar estrategias locales de control. Cad Saúde Pública. 25: 137-148.
23. UNICEF. 2010. Participación social en la prevención del dengue: guía para el promotor. Segunda Edición. Disponible en: http://www.unicef.org/argentina/spanish/manual_dengue_2edic_baja.pdf. pp. 9-10.



Foto: Larva de *Wyeomyia* (*Miamyia*) *codiocampa*
Dr. Raúl E. **Campos**

PROYECCIONES FUTURAS

Nicolás **Schweigmann**

Proyecciones, reflexiones y necesidades futuras en las investigaciones sobre mosquitos

Nicolás **Schweigmann**

Grupo de Estudio de Mosquitos, Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires y Departamento de Ecología, Genética y Evolución - CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA. Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

nicolas@ege.fcen.uba.ar

En las dos últimas décadas los conocimientos sobre culícidos de la región se han visto incrementados como resultado de la formación y crecimiento los grupos de investigación de las distintas regiones del país. Las especies y temas abordados son numerosos y quedan muchas líneas para profundizar o investigar. En este capítulo no se pretende abordar todos los temas, sino aportar algunas reflexiones respecto a posibles áreas de vacancia, enfoques que podrían considerarse prioritarios. Se agrega también información complementaria relacionada a la erradicación del *Aedes aegypti* y reflexiones relacionadas a la última epidemia de dengue que podrían considerarse para afrontar nuevos enfoques. La complejidad epidemiológica regional actual no tiene precedentes, requiere de desafíos novedosos con abordajes desde distintas disciplinas, entre las que debería considerarse a aquellas que se relacionan con el campo de la educación y de las ciencias sociales.

Introducción

Desde fines del siglo pasado e inicios del presente han surgido nuevos grupos de investigación que enfocan sus preguntas sobre las poblaciones de culícidos. Se ha avanzado mucho en el conocimiento sobre las especies que habitan en los distintos ambientes de las diferentes regiones. Fue necesario afianzar los conceptos taxonómicos y se logró un gran avance en el conocimiento respecto a las adaptaciones y/o sus dinámicas poblacionales, las relaciones interespecíficas, los patógenos y sus posibilidades de control, etc. La situación epidemiológica del Continente y la expansión del rango geográfico de distribución de patógenos transmitidos por mosquitos implican nuevos desafíos. Los efectos adversos de la interacción entre culícidos y humanos o animales domésticos no ha logrado ser resuelta adecuadamente a lo largo de la historia del desarrollo científico y tecnológico. Las investigaciones sobre taxonomía, distribución geográfica y epidemiología de las especies de culícidos de mayor importancia sanitaria del cono sur de Sudamérica tuvieron un importante apogeo en la primera mitad del siglo pasado. El desarrollo científico y tecnológico de la postguerra (medicamentos, insecticidas, vacunas, etc.) contribuyó en incorporar nuevos paradigmas que prometían resolver definitivamente los problemas que ocasionaban las enfermedades infecciosas y plagas. Weinberg (1966) acuñó el concepto de "solución tecnológica" para describir al conjunto de técnicas capaces de resolver problemas “sin la necesidad de modificar los hábitos culturales de la sociedad”. El sobredimensionamiento en las expectativas tecnológicas enfocadas al control químico vectorial y/o parasitológico desalentó progresivamente nuevas investigaciones sobre culícidos, así como también la promoción de la salud mediante medidas socioambientales saludables. Los grupos de investigación originales se fueron desmembrando hasta casi desaparecer y la educación ambiental relacionada a los mosquitos y sus enfermedades se mantuvo ausente por décadas.

Los efectos adversos por el uso indiscriminado de productos insecticidas sobre los humanos y el ambiente no tardaron en demostrarse. El uso desmedido de antibióticos y antiparasitarios demostraron en poco tiempo la capacidad adaptativa de variantes de patógenos resistentes por selección artificial, fomentando el desarrollo tecnológico de nuevos formulados. La complejidad adaptativa de los seres vivos y su capacidad de escapar al efecto esperado de los plaguicidas y/o medicamentos es una de las claves para reflexionar sobre el futuro de las estrategias de prevención en enfermedades vectoriales.

El desarrollo científico de las últimas décadas reconoce a la biología como una ciencia que ha aportado de manera muy significativa al conocimiento en todos los niveles de organización de la vida. Entre los que estudiamos a los culícidos existen fuertes raíces ecológicas, taxonómicas y moleculares. La emergencia y reemergencia de enfermeda-

des vectoriales de gran impacto sobre la salud de fines de siglo pasado y principios del presente requiere de nuevos grupos de investigación y su asociación con otras disciplinas del campo educativo y social en las distintas regiones del País que aporten en múltiples miradas a los distintos desafíos que nos toca enfrentar.

¿Quiénes y donde están?

La taxonomía basada en caracteres morfológicos es fundamental para iniciar cualquier estudio en el campo. La compilación de las especies que fueron registradas en el territorio nacional y el armado de claves que permiten la identificación taxonómica (Darsie y Mitchell, 1985, Rossi, 2015) constituyen la herramienta básica. Su aplicación se vio facilitada en la mayoría de los grupos de investigación no especializados acompañada por el gran progreso tecnológico de los instrumentos ópticos de mayor calidad que permiten observar y registrar digitalmente los detalles las estructuras más pequeñas.

Los complejos de especies con características morfológicas similares y las variantes poblacionales de una misma especie presentan desafíos que no logran resolverse adecuadamente mediante la taxonomía clásica. Esta limitación encuentra respuestas mediante las herramientas moleculares aplicadas por algunos grupos de referencia pioneros en taxonomía molecular.

La capacidad actual de aplicar estadística multivariada a mediciones y/o registros sobre imágenes digitales ha facilitado el desarrollo de metodologías objetivas y muy sensibles que permiten comparar formas y tamaños de los ejemplares. Habría que evaluar si la morfometría geométrica (Bookstein, 1991) basada en la variabilidad de las conformaciones y tamaños es aplicable para la discriminación taxonómica formal.

Mediante la taxonomía aplicada sobre mapas de distribución geográfica se ha podido determinar y reordenar la presencia actual de muchas especies en algunas regiones del país, sin embargo queda un importante camino para recorrer. El desarrollo tecnológico de los satélites y de instrumentos que permiten ubicar con gran precisión los puntos de muestreo ha permitido modificar significativamente los mapas de distribución de los culícidos. El sentido conceptual de las grandes áreas sombreadas se modificó sustancialmente cuando se representan mediante puntos georeferenciados. Dichas formas de representación contribuyen a incorporar información valiosa que permite interpretar su asociación con la favorabilidad ambiental local dentro las áreas de distribución general y además evaluar la coherencia espacial basada en la conectividad geográfica (barreras y corredores). Hay regiones que requieren de evaluaciones sistemáticas en el tiempo y en el espacio para la gran mayoría de las especies.

¿Como son y cómo funcionan?

La morfología externa e interna de los culícidos es de gran importancia para comprender las relaciones estructura-función. Por ejemplo, las diferencias a nivel de membrana peritrófica (Micieli *et al.*, 2013) son un factor clave para comprender los mecanismos que intervienen en la competencia vectorial de muchos patógenos (Lehane, 1997). Las diferencias de regulación hídrica sirven para regular el choque térmico generado por la ingestión de sangre a una temperatura más elevada que el ambiente (Lahondère y Lazzari, 2012). Las publicaciones sobre anatomía interna e histología en mosquitos son escasas y datan de más de medio siglo de antigüedad (Snodgrass, 1959). Hoy existen herramientas ópticas e histológicas de altísima calidad que permitirían modernizar y actualizar los conocimientos anatómicos y fisiológicos sobre mayoría de especies de mosquitos presentes en la Argentina. Estas líneas de investigación se encuentran prácticamente ausentes en nuestra región y son necesarias para complementar los diversos estudios parasitológicos que realizan varios grupos de nuestro país. La anatomía, la fisiología y el comportamiento desde la fisiología de mosquitos es claramente un área de vacancia para nuestra región.

Los grupos que evalúan asociaciones interespecíficas tanto desde el punto de vista epidemiológico como en el control biológico se encuentran bien representados en la región, desde la infección por virus, bacterias, hongos, nematodos, hasta el posible control natural por depredadores. La profundización desde la anatomía, la fisiología y el comportamiento podrían contribuir significativamente en el conocimiento de los mecanismos intervinientes en dichas asociaciones.

Recursos y condiciones

La descripción y evaluación de la calidad de los sitios de cría constituyen uno de los recursos clave que determinan la presencia y dinámica poblacional de las distintas especies de culícidos. Es uno de los factores esenciales para iniciar cualquier estudio poblacional y que la mayoría de nuestros grupos han evaluado. Avanzamos sobre el conocimiento de las especies que usan exclusivamente los recipientes artificiales en cercanía al hombre, especies silvestres que logran su éxito reproductivo en base a hábitos antrópicos rurales (riego por inundación) o urbanos (zanjas, piletas de natación) hasta aquellas que desarrollan en ambientes silvestres con distintos grados de sinantropía. La relación con las condiciones ambientales (temperatura, precipitaciones, etc.) y la ecofisiología es una línea presente entre las investigaciones y aportan conocimientos de gran utilidad. La preferencia por el recurso sanguíneo sobre distintos hospedadores es otro tema algo representado entre los trabajos. Este tema es de importancia crucial para comprender las asociaciones tróficas entre vectores y hospedadores y la circulación de los patógenos entre los distintos componentes del ecosistema. El ingreso de nuevos patógenos a la región hace necesario que fomentemos este tipo de investigaciones. En el mismo sentido, es recomendable fomentar las investigaciones sobre competencia vectorial de las principales especies presentes en nuestras localidades. La calidad del recurso alimenticio para las formas inmaduras en los microambientes y las relaciones intra e interespecíficas sobre el éxito reproductivo de los adultos es un tema que permite explorar con mayor profundidad las distintas variantes que intervienen en las dinámicas poblacionales y es un tema que se encuentra representado en los grupos de investigación de la región. Las preferencias por recurso alimenticio azucarado de los vegetales (Spencer *et al.*, 2005) y su efecto sobre las poblaciones de adultos de las distintas especies es otro tema vacante que requiere de la participación multidisciplinaria de distintos grupos de investigación.

Dispersión y aislamiento geográfico

Los avances de la genética poblacional y las técnicas moleculares están representados en grupos de referencia que han podido aportar en el conocimiento sobre la filogeografía de algunas de las especies de mayor presencia y abundancia de nuestra región. La estructuración poblacional y/o él área determinada por la capacidad de dispersión de los individuos de las especies de importancia epidemiológica representan información crucial para llevar a cabo medidas de prevención o control de una especie de vector y debería conocerse para cada región del país. La respuesta se puede hallar mediante estudios sobre estructuración poblacional o mediante estudios en campo de dispersión activa.

Las técnicas moleculares aplicadas a la distribución poblacional pueden ser aplicadas en base a los accidentes geográficos o el paisaje (de Sousa *et al.*, 1999), el origen y las vías de comunicación sobre la dispersión de determinadas especies (de Sousa *et al.*, 2001), hasta evaluar el efecto del control vectorial sobre determinadas poblaciones. Los organismos de control vectorial deberían basarse en la información local sobre cuando se dispersa un vector. La genética poblacional permite también determinar las áreas geográficas de estructuración poblacional, barreras o corredores biogeográficos, que sugieran un de cierto grado de aislamiento o intercambio genético de los individuos. La morfometría geométrica es otra herramienta más económica, que puede ser usada para evaluar en trabajos preliminares la existencia de posibles aislamientos genéticos poblacionales a partir del grado de similitud fenotípica (basado en el genotipo donde se controlan los factores ambientales) de gran cantidad de muestras entre las distintas áreas.

La medición en campo sobre la capacidad dispersiva de los adultos constituye una herramienta ecológica usual. Se han aplicado técnicas de marcación y recaptura a partir de colorantes (Russell *et al.*, 2005), marcadores químicos (Reiter *et al.*, 1995) o mediciones sin manipulación física de los individuos (Bergero *et al.*, 2013). Estas áreas son una clave necesaria para determinar las áreas mínimas necesarias para lograr un control vectorial efectivo. A modo de ejemplo, esta información es una de las claves para el control focal o la prevención efectiva de *Ae. aegypti* o *Culex pipiens*.

Mapas de riesgo

La presencia de vectores de gran impacto sobre la salud pública permitió el desarrollo de líneas que contribuyen sobre la distribución geográfica particular de especies de vectores y su relación con los principales determinantes ambientales que incidirían sobre la transmisión de los principales patógenos. Los sistemas de información geográfica y los sensores remotos resultaron ser aplicaciones de gran utilidad para representar la biogeografía relacionada a un conjunto de elementos regionales que resumen la favorabilidad ambiental regional y su relación con las características biológicas de la especie.

En muchos trabajos se menciona al *Ae. aegypti* y al dengue como de distribución tropical o subtropical, sin embargo en el hemisferio sur está demostrado que el vector se halla presente y es capaz de transmitir patógenos en zonas templadas. Fue capaz de provocar una importante epidemia de fiebre amarilla en 1871 en la ciudad de Buenos Aires y dos importantes brotes epidémicos de dengue en 2009 y 2016 de amplia distribución geográfica. Un situación nueva se observa en *Aedes albopictus*, mientras que en el hemisferio Norte se encuentra avanzando sobre zonas templadas, en el cono sur en los últimos 18 años no ha avanzado a latitudes más altas que la provincia de Misiones y el Norte de Uruguay.

Por otra parte, se suele relacionar al vector y al dengue con las lluvias relacionadas con el fenómeno del Niño. Sin embargo la epidemia de 2009 en Argentina tuvo uno de los epicentros a la ciudad de Catamarca, que se encuentra enclavada en un desierto, sugiriendo que la presencia y abundancia de *Ae. aegypti* dependen más de la actividad humana que genera microclimas aptos para la proliferación que del clima general. Para el mismo periodo, mientras la Ciudad de Buenos Aires se encontraba afectada por una importante sequía, demostró circulación activa del virus registrando una importante cantidad de casos de dengue autóctonos.

Las herramientas geográficas permiten modelar escenarios cambiantes de favorabilidad ambiental para distintas especies y es de gran utilidad su aplicación a escala de municipio, el cual representa la escala clave necesaria para la correcta toma de decisiones de políticas de salud.

Los sistemas de alerta temprana

Las situaciones de conmoción social requieren de sistemas de alerta temprana (SAT). Los sistemas relacionados a las enfermedades transmitidas por *Ae. aegypti* se encuentran enfocados a un desarrollo científico tecnológico centrado en etapas más técnicas que a un enfoque de gestión de emergencias. En ese sentido, producen un falso efecto de control y anticipación a los avatares con resultados alcanzables solo en forma “aparente” (Hall, 2007). Los mapas de riesgo determinan la favorabilidad ambiental previsible para el vector pero no son capaces de evaluar el efecto de las medidas preventivas aplicadas en terreno por lo que no constituyen SAT. En la III Conferencia Mundial en Alerta Temprana (Bonn Alemania, 2006) se planteo el cambio de paradigma “SAT de extremo a extremo” para referirse a la necesidad de que estos sistemas puedan conectar la primera detección del evento con un alcance efectivo a todas las comunidades que puedan estar en riesgo (Basher, 2006). Los cuatro elementos fundamentales que debe tener en cuenta los SAT “centrados en la gente” se basan en el conocimiento del riesgo: a) recolección sistemática de datos y puesta en práctica de evaluaciones de riesgo, b) desarrollo de servicios de monitoreo de eventos y de alerta temprana, c) difusión y comunicación, d) capacidad de respuesta estatal y comunitaria.

A modo de ejemplo, hace tres décadas se ha identificado la reintroducción del mosquito *Ae. aegypti* en la Argentina y se ha evaluado oportunamente el surgimiento de variantes graves de enfermedades que afectan negativamente la vulnerabilidad de las personas. Esta situación se inscribe en la definición de alerta temprana según el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. A diferencia de otras amenazas ambientales, la presencia del mosquito *Ae. aegypti* se encuentra en los mismos entornos donde residimos o trabajamos, y constituye en principal factor de riesgo de enfermedades vectoriales de gran impacto social, actualmente agravado por consecuencias neurológicas de gravedad (Gautoln y Gaulton, 2016).

Desde la década del 90 se ha generado conocimiento y mapeo regular y actualizado de la distribución de *Ae. aegypti* y *Ae. albopictus*. En varias regiones del país se ha cumplido con el monitoreo (LIRA, ovitrampas, etc.) análisis mediante sensores remotos, construcción de mapas de riesgo. También se ha pronosticado cuales son las temporadas de transmisión (periodo estival), donde la dinámica y magnitud de las epidemias dependen exclusivamente de la fecha y presión de ingreso de los patógenos a

la región (Fernandez *et al.*, 2013).

A partir del tercer paso de los SAT, se pasa del campo científico al de las políticas de educación ambiental y la promoción de la salud. Con la información en la mano se decide alertar a la población tardíamente (periodo estival) y los mensajes enfáticos suelen ser enviados recién cuando las presiones de entrada del patógeno al país ya se han iniciado o son inminentes.

Respecto al cuarto punto de los SAT, los mensajes de prevención suelen resultar insuficientes. Suelen difundirse en campañas estivales cuando en realidad debieran se programas sostenidos de educación, promoción y movilización social para lograr ambientes saludables. Una vez iniciada la temporada de actividad de mosquitos adultos sumada al ingreso del virus, las acciones no llegan a tiempo para generar ambientes seguros y así evitar la transmisión local. Se sabe que los recipientes a retirar de los domicilios necesarios para lograr sitios seguros se cuantifican de a toneladas por barrio. La capacidad de respuesta estatal es nula cuando los propios ambientes gubernamentales y/o públicos suelen ser ámbitos de riesgo por la presencia de criaderos (hospitales, escuelas, cementerios, edificios públicos, cúmulos de vehículos incautados por la justicia, etc.)

La capacidad de respuesta gubernamental se complica cuando el sistema de bloqueo de focos de infección no pueden ser controladas a tiempo debido a que el personal capacitado es limitado. Los sistemas de diagnóstico y atención de enfermos suelen quedar saturados por la multiplicación explosiva de los casos. La falta de respuesta gubernamental activa mitos y leyendas que retardan aún más al control efectivo de la situación. Las dos últimas epidemias (2009 y 2015-2016) demostraron cabalmente que las estrategias de salud preventiva no lograron evitar con antelación situaciones de desastre o conmoción social. Un sistema de alerta temprana debería adecuarse a la realidad social y vectorial del país. Para que exista capacidad de respuesta comunitaria el sistema debería estar adaptado a distintas escalas, donde es imprescindible llegar activamente hasta la misma unidad ambiental donde se delimita el riesgo: escala de manzanas.

La educación ambiental y el entrenamiento para lograr manzanas saludables pueden lograrse con éxito mediante estrategias educativas participativas relacionadas con prácticas preventivas, por ejemplo mediante la identificación *in situ* de las formas inmaduras en los propios criaderos, comprendiendo los hábitos y estrategias biológicas del vector. La característica biológica más importante para mantener el alerta y generar hábitos ambientales proactivos es la característica adaptativa de *Ae. aegypti* que hace muy difícil su control. Esta especie suele repartir sus huevos entre distintos recipientes y sus formas inmaduras dejan feromonas en aquellos recipientes que resultan exitosos para el mosquito pero que suelen ser inaccesibles, raros o poco comunes para el hombre. En la década de los ´60 se ha desarrollado un sensor muy sensible de actividad de adultos de *Ae. aegypti* (Fay y Eliason, 1966), el cual permite detectar tempranamente la presencia de actividad de hembras en la manzana. Este sensor (erróneamente denominado ovitrampa) tiene la ventaja de detectar actividad de adultos con suficiente antelación a la transmisión activa de patógenos en la región y permite emitir un alerta a escala de manzana para que los vecinos ocupen solidariamente parte de su tiempo en eliminar los criaderos y lograr un control efectivo. Este sensor tiene la desventaja de que si es usado con irresponsabilidad y se deja a la intemperie sin prestarle atención puede transformarse en un criadero más (el monitoreo debe ser en plazos máximos de una semana). Sin embargo es un sensor que tiene un margen de seguridad temporal mayor a los que se basan en la detección de larvas (secciones de cubiertas de automóvil), donde la posibilidad de error es mucho mayor debido al corto tiempo que dura el desarrollo desde larvas hasta adultos.

El sensor de actividad de adultos tiene la ventaja de ser concebido para generar un alerta temprano y movilizar solidariamente a los vecinos hacia acciones ambientalmente saludables. La aplicación de varias ovitrampas en la manzana puede ayudar a orientar la ubicación de los criaderos difíciles. Además, mediante un experimento sencillo, los huevos colectados en el sensor pueden servir de material educativo para ilustrar *in situ* el ciclo de vida del mosquito a los niños o vecinos que todavía no lo conocen. Los huevos colocados en una botella agregando una pequeña proporción de agua (quinta parte) de la capacidad del recipiente y luego cerrada herméticamente permite observar *in vivo* todas las etapas del ciclo de vida en forma segura las características de todas las etapas y coloración de los adultos del vector (la ciencia debe ser verificable). Existen sistemas similares que aprovechan el mismo principio y tienen la ventaja de que funcionan como trampas debido a que se le agregan larvicidas u hormonas que impiden el desarrollo completo. Si bien tienen la ventaja de funcionar como trampas, estos sistemas tiene el defecto de no fomentar el ordenamiento ambiental saludable participativo mediante la eliminación de los criaderos. Al tratarse de una herramienta pasiva pueden quedar olvidados en el ambiente y transformarse en un nuevo criaderos.

La situación epidemiológica particularmente crítica en que se encuentra la región deja un área de vacancia que requiere de la incorporación de nuevos grupos multidisciplinarios donde se fomente la participación conjunta con profesionales provenientes de las ciencias sociales y educativas.

La erradicación y el paradigma tecnológico

La ciencia que aborda los problemas de manera puntual pierde el horizonte que relaciona al conjunto de factores simultáneos que intervienen en la complejidad de los procesos naturales. *Aedes aegypti* es una de las especies de insecto que ha sido objeto de una gran cantidad de estudios científicos básicos y/o aplicados para control vectorial, sin embargo es uno de los mosquitos más prevalentes que mantiene en vilo la salud poblacional de una gran parte del planeta. El claro fracaso del control vectorial y el escenario de emergencia y reemergencia de enfermedades producidas por un conjunto de patógenos transmitidas por este mosquito requiere de nuevos enfoques multidisciplinarios y una revisión conceptual desde un punto de vista crítico. El éxito de la erradicación del *Ae. aegypti* durante el periodo 1954-1963 fue justificado por las estrategias de control vertical mediante eliminación de cacharros y tratamientos focales con aplicación del insecticida DDT. El desarrollo de la vacuna contra la fiebre amarilla representó otro avance tecnológico moderno que contribuyó a la prevención de la fiebre amarilla urbana. Hoy existen corrientes de pensamiento que sugieren volver a aplicar el DDT o buscar soluciones a partir de vacunas.

La población Argentina de fines del siglo XIX y principios del XX se multiplicó por cuatro veces y media (1.700.000 en 1869 a 7.000.000 en 1914) como resultado de la inmigración. Estos incrementos poblacionales incidieron significativamente sobre la urbanización de las principales ciudades y tuvo como consecuencia un conjunto de epidemias relacionadas al saneamiento ambiental (cólera, dengue, fiebre amarilla urbana, etc.). Los brotes de fiebre amarilla urbana permitieron asegurar que *Ae. aegypti* se encontraba presente en la ciudad y en abundancias elevadas. Posteriormente, las escuelas pioneras de la entomología médica y la ingeniería ambiental aportaron interesantes avances sobre manejo y saneamiento del ambiente. Como reflejo de ello, después del último brote de fiebre amarilla (1905) en Buenos Aires, se registraron niveles de abundancia vectorial extremadamente bajos. Entre diciembre de 1928 y enero de 1930 solo se hallaron 11/ 6.736 (0,16 %) predios infestados por *Ae. aegypti* (Del Ponte y Blaskley, 1947). Queda el interrogante si esos bajos niveles de infestación se debieron al saneamiento urbano logrado con la construcción de cloacas y suministro de agua potable por Obras Sanitarias de la Nación. Durante esas décadas y las siguientes, un importante equipo de médicos entomólogos cumplió el rol de identificar las principales especies de culícidos de la región y en proponer programas de control vectorial. Simultáneamente existieron otras infecciones, de transmisión directa, que generaron preocupación social y pudieron incidir en un control indirecto sobre las poblaciones de *Ae. aegypti*. Por ejemplo, en 1946 se registraron brotes de peste bubónica en Palermo, Buenos Aires, relacionados con falta de higiene en los espacios públicos (Ramacciotti, 2006) y brotes de poliomielitis que crecientes entre 1906 y 1952 que marcaron huellas sobre la importancia de la gestión de políticas públicas para mantener la cohesión social. Algunos informes adjudicaron la diseminación del virus de la polio a la situación geográfica, factores climáticos y la propagación de moscas y mosquitos (Ministerio del Interior, 1946). Para esos tiempos, se sumaron las creencias populares sobre las formas de evitar el contagio de poliomielitis: bolsas de alcanfor en los cuellos de los niños, el pintado de los árboles y los cordones de las veredas con cal, desinfección mediante fluido Manchester (acaroína) en los pisos. Para evitar la expansión del mal se apeló a medidas de cuarentena, vigilancias, desinfección de ferrocarriles y automóviles, cordones sanitarios en plazas o escuelas y exterminio de insectos (Ramacciotti, 2006).

El saneamiento ambiental (ej. Obras Sanitarias de la Nación) y las acciones preventivas que cambiaron los hábitos sociales en el ordenamiento ambiental por parte de la población en base a los temores y mitos relacionados con la Poliomielitis. Estos factores podrían explicar parte de los resultados de los muy bajos niveles de infestación registrados en el informe final de erradicación del *Ae. aegypti* en la Argentina (Ministerio de Asistencia Social y Salud Pública, 1964). El programa llevó casi diez años de trabajo ininterrumpido (1954-1963) sobre el 21 % (941.526/4.510.163) de las viviendas presentes en el área de distribución geográfica del vector. Los resultados generales registrados en la etapa de evaluación previa (Tabla 1) demuestran niveles de infestación que no representaba riesgo de transmisión en la mayoría de las provincias del país. El 0,68 % de las viviendas contenían criaderos (IV), el 0,1 % de los recipientes evaluados resultaron criaderos (IC)

y se hallaron 1,11 criaderos por cada cien viviendas (IB). Solo la provincia de Santiago del Estero (IV: 5,4; IB: 7,99) se encontraba en situación de riesgo, le siguió la provincia de Tucumán con 2,9 % de las viviendas infestadas con igual valor para el IB. El resto de las localidades mostró valores bajos. Se podría afirmar que las condiciones ambientales de esos tiempos resultaron comparativamente muy adversas respecto a lo que se observa en la actualidad (uno a dos órdenes de magnitud mayor). Las bajas temperaturas también podrían explicar los resultados de los bajos nivel de infestación observado en las evaluaciones de Buenos Aires entre 1928 al 1930 (Del Ponte y Blaskley, 1947), y los registros evaluados durante el programa de erradicación de la Tabla 1. La tendencia térmica de Buenos Aires mostró una reducción en la cantidad de días promedio con temperaturas menores a 5 ºC. Desde 65 días en promedio en 1910 a 20 días en 2015. Sin embargo los años durante el periodo 1928-1930 y la década 1954-1963 resultaron muy fríos con más de 50-85 días a 35-70 a días con temperaturas menores de 5 ºC respectivamente (Fig. 1).

Tabla 1. Resumen de viviendas evaluadas en la encuesta inicial durante la erradicación del *Aedes aegypti* para la República Argentina (Ministerio de Asistencia Social Salud Pública).

Provincia	Censo 1961 Nº habitantes	Nº predios	Predios evaluados	% Predios Infestados (número)	Recipientes evaluados	Criaderos Predio +	% Recipientes Infestados (número)	Indice Breteau
Catamarca	172.407	35.933	21.984	0,61 % (135)	174.522	1,3	0,103 % (181)	0,82
Jujuy	239.783	49.635	5.687	0 %	13.406	0	0%	0
Salta	412.552	79.044	40.309	0,47 % (191)	100.064	1,0	0,19 % (191)	0,47
Sgo. Estero	477.156	96.534	50.733	5,34 % (2.710)	423.711	1,5	0,95 % (4.057)	7,99
Tucumán	780.348	150.784	54.960	2,86 % (1.574)	357.546	1	0,44 % (1.574)	2,86
Corrientes	543.226	108.032	51.521	0,75 % (387)	793.559	1,9	0,09 % (743)	1,44
Chaco	535.443	106.839	51.534	0,10 % (538)	631.218	1,9	0,15 % (1.005)	1,95
Formosa	178.458	34.886	13.579	1,07 % (145)	142.820	1,7	0,17 % (249)	1,83
Misiones	391.094	85.664	41.965	0,18 % (77)	430.305	7,4	0,13 % (570)	1,36
Entre Ríos	803.505	176.608	56.469	0,02 % (14)	756.191	1,9	0,0035 % (27)	0,05
Santa Fe	1.865.537	459.243	121.540	0,4 % (489)	1.590.380	2,6	0,078 % (1.247)	1,03
Córdoba	1.759.997	410.177	73.215	0,13 % (98)	841.223	5,1	0,058 % (495)	0,67
La Rioja	128.270	27.464	6.502	0,23 % (15)	19.275	1	0,078 % (15)	0,23
Mendoza	825.535	176.286	586	0	6.875	0	0	0
San Juan	352.661	68.534	1.467	0	13.482	0	0	0
San Luis	174.251	38.531	2.407	0	26.106	0	0	0
Capital Federal	2.966.816	578.743	199.172	0,003 % (6)	1.924.782	2,5	0,0008 % (15)	0,007
Gran Bs As	3.818.336	990.479	118.033	0,008 % (9)	1.591.666	13,7	0,008 % (123)	0,10
Buenos Aires	2.916.262	836.747	29.863	0	444.984	0	0	0
Total	19.341.437	4.510.163	(20,8 %) 941.526	0,68 % (6.388)	10.255.115	1,6	0,102 % (10.492)	1,11

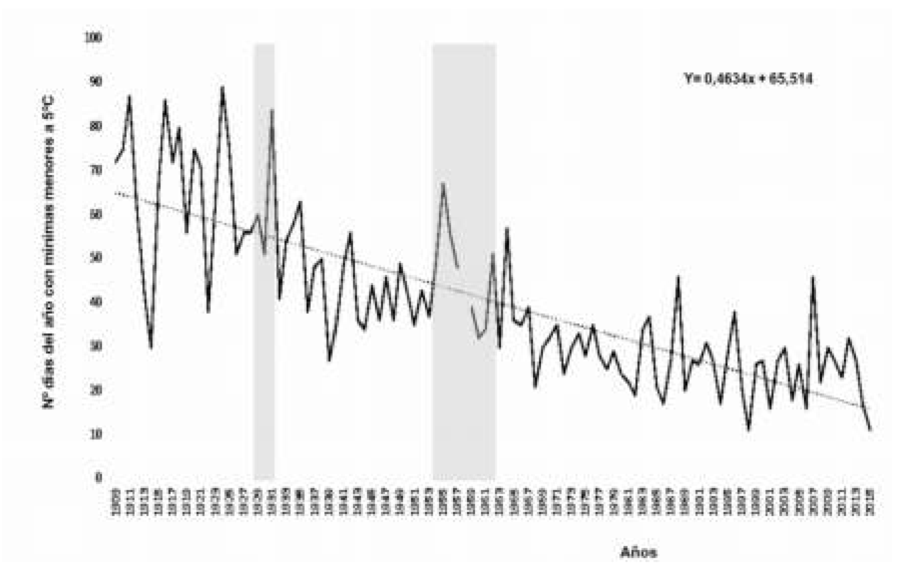


Figura 1: Cantidad de días con temperaturas menores a 5 ºC para Buenos Aires. Las áreas sombreadas indican los periodos históricos donde se evaluaron niveles de infestación por *Aedes aegypti*. (Fuente: infometeoba.blogspot.com).

Por otra parte la evaluación de la favorabilidad ambiental para *Ae. aegypti* basada en el cálculo de la cantidad de ciclos gonadotróficos anuales en función de la temperatura durante el periodo 1856-1997 (de Garín *et al.*, 2000) permitió reconfirmar que los periodos 1928-1939 y la década 1954-1963 resultaron claramente adversas para el vector, mientras que a fines de siglo XX la tendencia se transformó tan o más favorable que para fines del siglo XIX, tiempos en que se producían brotes de fiebre amarilla urbana (Fig. 2).

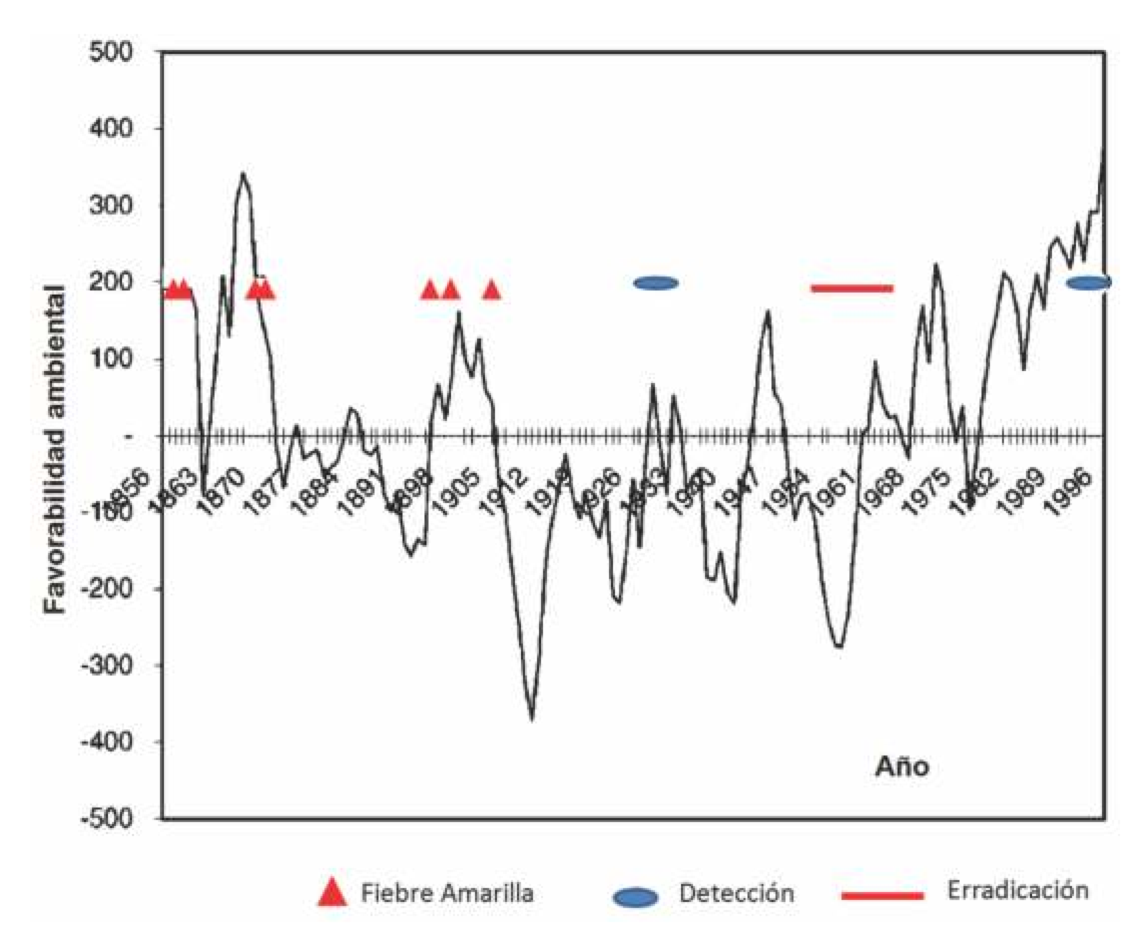


Figura 2: Favorabilidad ambiental para *Aedes aegypti* en Buenos Aires. Los triángulos rojos representan años donde hubo brotes de fiebre amarilla urbana. Los ovoides azules representan años donde existen registros de presencia y abundancia vectorial. La línea roja representa el periodo del programa donde el vector fue erradicado (Fuente: de Garin *et al.*, 2000).

Por otra parte, existe por lo menos un registro de presencia de *Ae. aegypti* posterior al período de erradicación obtenido por los encargados del monitoreo y control del Ministerio de Salud de la Nación (Delegación de Paludismo y Fiebre Amarilla) en el partido de 3 de Febrero (Provincia de Buenos Aires) el 9 de junio de 1968 (Fig. 3).

Si se aplica el sentido común que imparte la formación biológica es razonable inferir que es difícil erradicar una especie animal si las condiciones fueran favorables. Las extinciones suelen ocurrir por cambios ambientales drásticos. Llama la atención que en los tiempos de erradicación solo se trabajó en el monitoreo y control del 21 % de los predios del área de distribución del mosquito. Lo más probable es que ese bajo porcentaje se relacionó a las evaluaciones y pericias de un personal altamente calificado y a un trabajo intensivo. De hecho es el mismo personal que detectó la presencia del vector (Fig. 3) cinco años después que la Organización Panamericana de la Salud certificará su erradicación.

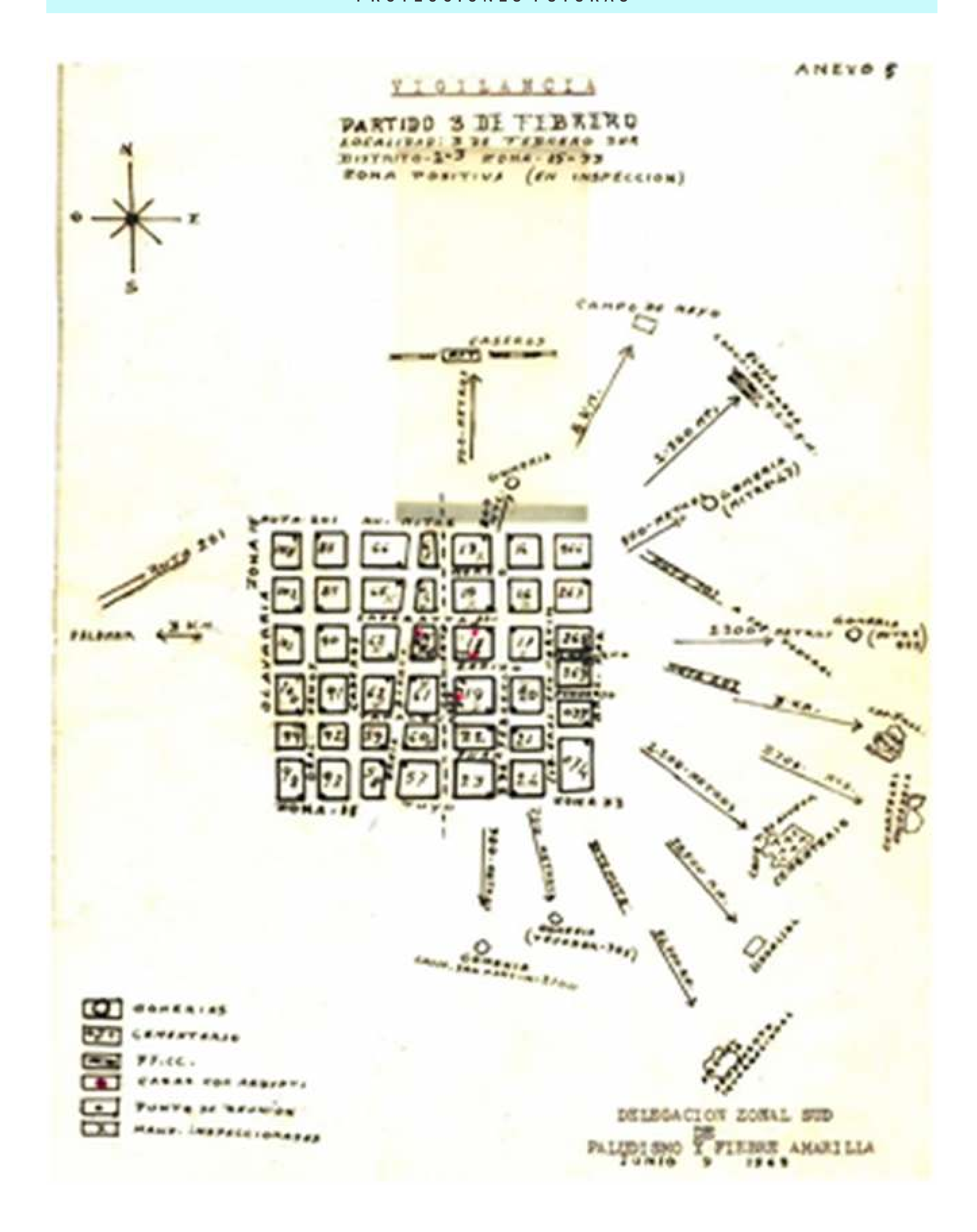


Figura 3: Hallazgo de *Aedes aegypti* (puntos rojos) en junio de 1968 en el partido de 3 de Febrero, Provincia de Buenos Aires por parte de la delegación de Paludismo y Fiebre Amarilla del Ministerio de Salud de la Nación.

Se puede inferir que el logro de "erradicar" al *Ae. aegypti* de la región pudo deberse a sistema vertical de control domiciliario donde las acciones directas de control focal resultaron muy eficientes bajo un escenario climático y socio-ambiental adverso para la proliferación del mosquito. A las bajas temperaturas, se sumaron las acciones preventivas de ordenamiento y limpieza provocadas por la conmoción social debidas al brote de poliomielitis. El desconocimiento sobre el mecanismo de infección del virus de la poliomielitis habría fomentado acciones extremas de higiene domiciliaria y personal que podrían explicar en parte la muy baja presencia y abundancia de criaderos de *Ae. aegypti* en la mayoría de las viviendas de los centros más urbanizados de Argentina.

La reintroducción y el paradigma

Con el desarrollo científico-tecnológico de los insecticidas, los antibióticos y las vacunas, se fomentó el paradigma químico de mitad de siglo, que suponía una solución final a la mayoría de los problemas que generaban las plagas en la producción agraria y de vectores de patógenos para la salud humana y animal.

Los monitoreos vectoriales, la educación preventiva se relajaron y los conceptos básicos sobre la biología de los mosquitos no formaron parte de los programas educativos. La población en general llegó a desconocer el tema, incluidas las autoridades de Salud y de Medio Ambiente de la mayoría de municipios y provincias del país. De acuerdo a las sugerencias de la Organización Panamericana de la Salud el Ministerio de Salud Nacional aseguraba el monitoreo "Anti-aegypti" en las vías de acceso fronterizos, los puertos terminales de ferrocarril y aeropuertos. En 1986 vuelve a registrarse la presencia de *Ae. aegypti* en las provincias de Misiones y Formosa. En La ciudad de Buenos Aires es detectado en 1995 y en 1996 se registra su presencia generalizada en la mayoría de los barrios de la ciudad salvo en la zona ribereña (Schweigmann *et al.*, 2002), justo donde se encuentran el puerto, el aeropuerto y la terminal de ferrocarril que eran evaluados por el sistema de monitoreo nacional.

En el verano de 1998 se produce el primer brote epidémico de dengue de gran magnitud a lo largo de la ruta 34, en el Noroeste de la Argentina. Una evaluación realizada sobre 100 viviendas elegidas mediante un muestreo estratificado en la localidad de Tartagal, provincia de Salta y otro realizado en Eldorado en la provincia de Misiones (Schweigmann, datos no publicados), permitieron estimar la presencia de por lo menos 200 criaderos por cada 100 viviendas (IB:200), cifras extremadamente altas al compararlas con la década de la erradicación. Los cambios ambientales favorables el aumento de la temperatura, el incremento de oferta de criaderos en las zonas urbanas y el desconocimiento de la sociedad sobre los conceptos básicos ambientalmente saludables para prevenir la presencia del vector asociadas a enfermedades de vectoriales urbanas favorecidas por el sostenimiento de los paradigmas tecnológicos complicaron la situación hacia situaciones epidemiológicas cada vez más complejas.

Los paradigmas y los mitos

A fines del periodo estival de 1998 se produce la primera epidemia de dengue de envergadura en el país, y en octubre se emite oficialmente la primer campaña de difusión para la prevención del "dengue" en la Argentina, palabra que no existía en el vocablo de la mayoría de los habitantes. Era necesario explicar y generar el alerta sobre el riesgo en la población. El Ministerio de Salud de la Nación armó un spot televisivo con contenidos adecuados y chequeados por especialistas de universidades nacionales. Sin embargo un arreglo de diseño gráfico en la parte inicial generó un nuevo mito que llevó años en corregirlo. Cinco palabras dengue que se movían como alas de un insecto provocaron la idea de que el "dengue era un mosquito infeccioso". Era muy difícil convencer que se trataba de un mosquito exclusivamente del entorno domiciliario y que las acciones de prevención debían llevarse a cabo durante todo el año, especialmente en las temporadas invernales cuando la actividad de los adultos suele ser mínima o nula y quedan huevos depositados en las paredes de los recipientes. La prevención se estructuró en la mayoría de los municipios del país a partir campañas estivales, sin embargo los niveles de infestación se mantuvieron altos durante todos los años siguientes. Los mensajes no llegaron adecuadamente a la población, resultaron muy confusos y no sirvieron para generar acciones efectivas sobre el vector basado en el control de natalidad mediante la eliminación de criaderos. La falta de formación o asesoramiento

biológico en quienes deciden la propaganda y el paradigma químico contribuyeron en dificultar aún más las acciones efectivas de manejo ambiental urbano saludable.

Recién después de la conmoción social producida durante epidemia del 2009 se pudo avanzar conceptualmente sobre la diferenciación entre el dengue y el *Ae. aegypti* y durante la epidemia de dengue 2015-2016 se pudo avanzar sobre los medios de comunicación en algunos de los otros conceptos de la biología del vector.

Las vacunas y la prevención

El argumento que se sustenta en la necesidad de acciones preventivas sobre el vector debido a que no existen vacunas, ni medicamentos específicos para el dengue fue introducido por la Organización Panamericana de la Salud en base a la experiencia exitosa de la vacuna contra la fiebre amarilla. El paradigma de la vacuna se pudo sostener parcialmente mientras circulaba solo el virus dengue en la región. La introducción de nuevos virus sugirió la necesidad de nuevas vacunas, sin embargo los tiempos necesarios para su desarrollo son mucho más lentos que la dispersión de los distintos brotes epidémicos. La reciente introducción del virus Zika agrava aún más la situación debido a las implicancias inmunológicas y neurológicas graves como el síndrome de Guillain Barré o la posible asociación con la microcefalia (Gaulton y Gaulton, 2016) que ponen en riesgo la salud de las futuras generaciones. La capacidad de *Ae. aegypti* de transmitir un número importante de patógenos hace necesario que se apliquen medidas efectivas de control preventivo sobre el vector mediante un ordenamiento urbano sostenido en el tiempo. El control efectivo solo será posible si participa activamente la totalidad de la población con un estado-gobierno dando el ejemplo.

Un cambio de paradigmas en la escala geográfica mínima para la prevención

Desde que se iniciaron las campañas sobre prevención de dengue se sugieren medidas preventivas correctas dirigidas hacia los moradores de las viviendas. Para ello se han desarrollado actividades barriales de difusión casa por casa para acercar las medidas preventivas. Sin embargo, la epidemia de 2015-2016 ha demostrado que un morador que lleva adelante las medidas correctas al mantener su predio libre de criaderos podía infectarse de dengue a causa mosquitos provenientes de criaderos de algún predio vecino. La dispersión activa de los adultos de *Ae. aegypti* es la clave para considerar áreas ambientales seguras. Mediciones recientes (Bergero *et al.*, 2013) sugieren para Buenos Aires bajas distancias de dispersión que son compatibles con la del área de una manzana. Habría que disponer de mediciones similares en otras regiones del país para actuar de acuerdo a las realidades locales. Trabajar en base a manzanas tiene sus ventajas e inconvenientes. El principal inconveniente es lograr armar el tejido social mediante la colaboración mutua entre los vecinos de cada manzana, pero puede ser un desafío a mediano plazo que resulta necesario frente a problemas comunes. Entre las ventajas se pueden mencionar: a) que el destino organizativo y acciones preventivas implican la organización participativa en un menor número de unidades de análisis (manzanas *vs* domicilios), b) la salud puede abarcarse de manera más integral desde un punto de vista del ambiente saludable (vectores, roedores, murciélagos, palomas, otras plagas, contaminantes, ruido, seguridad, etc.), c) el sistema de salud se puede favorecer por la formación de vínculos vecinales solidarios y contribuir al intercambio de experiencias para la prevención, d) permite articular con los vecinos para resolver problemas ambientales locales (presencia de baldíos, casas abandonadas y tapiadas, problemas en general), e) el Municipio o las Comunas pueden recibir solicitudes o reclamos agrupados por manzanas y el sistema de comunicación acción podría funcionar de forma más ordenada, f) es posible monitorear toda la manzana con un solo sensor de actividad de *Ae. aegypti* y compartir el resultado, g) El costo económico inicial se basa principalmente en la formación de recursos humanos calificados para actuar como formadores de educadores y contribuir mediante el conocimiento y la experiencia en la resolución de los problemas en terreno, pero podrá asegurar mayor sustentabilidad e independencia de manejo, lo que posibilitaría que la prevención sea extremadamente económica en el futuro.

Bibliografía

1. Basher R. 2006. Global early warning systems for natural hazards: systematic and people-centred Phil. Trans R Soc. 364: 2167-2182.
2. Bergero PE, Ruggerio CA, Lombardo R, Schweigmann N, Solari HG. 2013. Dispersal of *Aedes aegypti*: field study in temperate areas using a novel method. J Vector Borne Dis. 50: 163-170.
3. Bookstein, FL. 1991.Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. New York: Cambridge Univ. Press.
4. de Garín A, Bejarán RA, Carbajo AE, Curto de Casas SI, Schweigmann N. 2000. Atmospheric control of *Aedes aegypti* populations in Buenos Aires (Argentina) and its variability. Int J Biometeorol. 44: 148-156.
5. Del Ponte E, Blaksley JC. 1947. Importancia sanitaria de los Culicidae de la ciudad de Buenos Aires. Prensa Med Argent. 34: 821-4.
6. de Sousa GB, Blanco A, Gardenal CN. 2001. Genetic relationships among *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) populations from Argentina using random amplified polymorphic DNA polymerase chain reaction markers. J Med Entomol. 38: 371-5.
7. de Sousa GB, Panzetta de Dutari GP, Gardenal CN. 1999. Genetic structure of *Aedes albifasciatus* (Diptera: Culicidae) populations in central Argentina determined by random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction markers. J Med Entomol. 36: 400-404.
8. Darsie RF, Mitchell CJ. 1985. The mosquitoes of Argentina. Parts I and II. Mosq Syst. 17: 163-334.
9. Fay RW, Eliason DA. 1966. A preferred oviposition site as a surveillance method for *Aedes aegypti*. Mosq News. 26: 531-535.
10. Fernández ML, Otero M, Schweigmann N, Solari HG. 2013. A mathematically assisted reconstruction of the initial focus of the yellow fever outbreak in Buenos Aires (1871). Papers in Physics 5: art. 050002.
11. Gaulton TG , Gaulton GN. The multifactorial background of emerging viral infections with neurological manifestation. EMJ. 1: 43-49.
12. Hall PH. 2007. Early Warning Systems: reframing the discussion. Aust. J. Emerg. Manage. 22: 32-36.
13. Lahondère C, Lazzari CR. 2012. Mosquitoes cool down during blood feeding to avoid overheating. Curr Biol. 22: 40-45.
14. Lehane LM. 1997. Peritrophic matrix structure and function. Annu Rev Entomol. 42: 525-550.
15. Micieli MV, Matachiero AC, Muttis E, Fonseca DM, Aliota MT, Kramer D. 2013. Vector competence of Argentine mosquitoes (Diptera: Culicidae) for West Nile virus (Flaviviridae: Flavivirus). J Med Entomol. 50: 853-862.
16. Ministerio de Asistencia Social y Salud Pública. 1964. Campaña de erradicación del *Aedes aegypti* en la República Argentina, Informe Final.
17. Ministerio del Interior. Dirección Nacional de Salud Pública. 1946. Almanaque Sanitario Rural, Buenos Aires, 1946.
18. Ramacciotti KI. 2006. Las sombras de la política sanitaria durante el peronismo: Los brotes epidémicos en Buenos Aires. Asclepio. LVII: 115-138.
19. Reiter P, Amador MA, Anderson RA, Clark GG. 1995. Dispersal of *Aedes aegypti* in an urban area after blood feeding as demonstrated by rubidium - marked eggs. Am J Trop Med Hyg. 52: 177-179.
20. Rossi GC. 2015. Annotated checklist, distribution, and taxonomic bibliography of the mosquitoes (Insecta: Diptera: Culicidae) of Argentina. Check List. 11: 1712.
21. Russell RC, Webb CE, Williams CR, Ritchie SA. 2005. Mark-release-recapture study to measure dispersal of the mosquito *Aedes aegypti* in Cairns, Queensland, Australia. Med Vet Entomol. 19: 451-457.
22. Schweigmann N, Orellano P, Kuruc J, Vera MT, Vezzani D y Méndez A. 2002. Distribución y abundancia de *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) en la ciudad de Buenos Aires. 2002. En: Salomón DS, ed. Argentina: Actualizaciones en Artropodología Sanitaria Argentina. pp. 155-160.
23. Snodgrass RE. 1959. The anatomical life of the mosquito. Smithsonian Institution, 1959.
24. Spencer CY, Pendergast TH, Harrington LC. 2005. Fructose variation in the dengue vector, *Aedes aegypti*, during high and low transmission seasons in the Mae Sot region of Thailand. J Am Mosq Control Assoc. 21: 177-81.
25. Weinberg AM. 1966. Can technology replace rocial engineering?. Bull At Sci. 22: 4-8.



Foto: Larvas de *Culex dolosus*
Dr. Raúl E. **Campos**

ANEXO

Lista de especies de mosquitos presentes en la Argentina según Rossi (2015) y abreviaturas de géneros y subgéneros según Reinert (2009). Por G. C. Rossi.

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
Aedeomyia			Theobald, 1901	*Ad.*
	(*Aedeomyia*)		Theobald, 1901	(*Ady.*)
		squamipennis	(Lynch Arribálzaga, 1878)	
Aedes			Meigen, 1818	*Ae.*
	(*Georgecraigius*)		Reinert, Harbach y Kitching, 2008	(*Grg.*)
		fluviatilis	(Lutz, 1904)	
	(*Howardina*)		Theobald, 1903	(*How.*)
		aurivittatus	Cerqueira, 1943	
		fulvithorax	(Lutz, 1904)	
		martinezi	Berlin, 1969	
		pseudodominicii	Komp, 1936	
		vanemdeni	Martini, 1931	
	(*Ochlerotatus*)		Lynch Arribálzaga, 1981	(*Och.*)
		albifasciatus	(Macquart, 1838)	
		crinifer	(Theobald, 1903)	
		fulvus	(Wiedemann, 1828)	
		hastatus	(Dyar, 1922)	
		jorgi	Carpintero y Leguizamón, 2000	
		meprai	Martínez y Prósen, 1953	
		milleri	Dyar, 1922	
		nubilus	Theobald, 1903	
		oligopistus	Dyar, 1918	
		patersoni	Shannon y Del Ponte, 1928	
		pennai	Antunes y Lane, 1938	
		raymondi	Del Ponte, Castro y García, 1951	
		rhyacophilus	Da Costa Lima, 1933	
		scapularis	(Rondani, 1848)	
		serratus	(Theobald, 1901)	
		stigmaticus	Edwards, 1922	
		synchytus	Arnell, 1976	
	(*Protomacleaya*)		Theobald, 1907	(*Pro.*)
		alboapicus	Schick, 1970	
		casali	Schick, 1970	
		terrens	(Walker, 1856)	
	(*Stegomyia*)		Theobald, 1901	(*Ste.*)
		aegypti	(Linnaeus, 1762)	
		albopictus	(Skuse, 1895)	
Anopheles			Meigen, 1818	*An.*
	(*Anopheles*)		Meigen, 1818	(*Ano.*)
		annulipalpis	Lynch Arribálzaga, 1878	
		apicimacula	Dyar y Knab, 1906	
		evandroi	Da Costa Lima, 1937	
		fluminensis	Root, 1927	
		intermedius	(Peryassú, 1908)	
		maculipes	(Theobald, 1903)	
		mediopunctatus	(Lutz, 1903)	
		minor	Da Costa Lima. 1929	
		neomaculipalpus	Curry, 1931	
		pseudopunctipennis	Theobald, 1901	
		punctimacula	Dyar y Knab, 1906	
		tibiamaculatus	(Neiva, 1906)	
	(*Kerteszia*)		Theobald, 1905	(*Ker.*)
		bambusicolus	Komp, 1937	
		cruzzi	Dyar y Knab, 1908	
		laneanus	Correa y Cerqueira, 1944	

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
	(Nyssorhynchus)		Blanchard, 1902	*(Nys.)*
		albitarsis	Lynch Arribálzaga, 1878	
		antunesi	Galvao y Amaral, 1940	
		argyritarsis	Robineau-Desvoidy, 1827	
		braziliensis	(Chagas, 1907)	
		darlingi	Root, 1926	
		deaneorum	Rosa-Freitas, 1989	
		evansae	(Brèthes, 1926)	
		galvaoi	Causey, Deane y Deane, 1943	
		guarani	Shannon, 1928	
		lutzii	Cruz, 1901	
		nigritarsis	(Chagas. 1907)	
		nuneztovari	Gabaldon, 1940	
		oswaldoi	(Peryassú, 1922)	
		parvus	(Chagas, 1907)	
		pictipennis	(Philippi, 1965)	
		rangeli	Gabaldon, Cova-García y López, 1940	
		rondoni	(Neiva y Pinto, 1922)	
		strodei	Root, 1926	
		triannulatus	(Neiva y Pinto, 1922)	
Chagasia			Cruz, 1906	*Ch.*
		fajardi	(Lutz, 1904)	
Coquillettidia			Dyar, 1905	*Cq.*
	(Rhynchotaenia)		Brèthes, 1911	*(Rhy.)*
		albicosta	(Peryassú, 1908)	
		albifera	(Prado, 1931)	
		chrysonotum	(Peryassú, 1922)	
		fasciolata	(Lynch Arribálzaga, 1891)	
		hermanoi	(Lane y Coutinho, 1940)	
		juxtamansonia	(Chagas, 1907)	
		neivai	(Lane y Coutinho, 1940)	
		nigricans	(Coquillett, 1904)	
		shannoni	(Lane y Antunes, 1937)	
		venezuelensis	(Theobald, 1912)	
Culex			Linnaeus, 1758	*Cx.*
	(Aedinus)		Lutz, 1905	*(Ads.)*
		amazonensis	(Lutz, 1905)	
	(Allimanta)		Casal y García, 1968	*(Alm.)*
		tramazayguesi	Duret, 1954	
	(Anoediporpa)		Dyar, 1923	*(And.)*
		canaanensis	Lane y Withman, 1943	
		chaguanco	Casal, García y Fernandez, 1968	
		originator	Gordon y Evans, 1922	
	(Carrollia)		Lutz, 1905	*(Car.)*
		soperi	Antunes y Lane, 1937	
	(Culex)		Linnaeus, 1758	*(Cux.)*
		acharistus	Root, 1927	
		ameliae	Casal, 1967	
		apicinus	Philippi, 1865	
		articularis	Philippi, 1865	
		bidens	Dyar, 1922	
		brethesi	Dyar, 1919	
		chidesteri	Dyar, 1921	
		coronator	Dyar y Knab, 1906	
		cuyanus	Duret, 1968	
		declarator	Dyar y Knab, 1906	
		dolosus	(Lynch Arribálzaga, 1891)	
		eduardoi	Casal y García, 1968	
		fernandezi	Casal, García y Cavalieri, 1966	
		interfor	Dyar, 1928	

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
		lahillei	Bachmann y Casal, 1962	
		levicastilloi	Lane, 1945	
		maxi	Dyar, 1928	
		mollis	Dyar y Knab, 1906	
		pipiens Complejo	Linnaeus, 1758	
		pipiens pipiens	Linnaeus, 1758	
		pipiens molestus	Forskal, 1775	
		quinquefasciatus	Say, 1823	
		riojanus	Duret, 1968	
		saltanensis	Dyar, 1928	
		scheuberi	Carpintero y Leguizamón, 2004	
		spinosus	Lutz, 1905	
		tatoi	Casal y García, 1971	
		usquatissimus	Dyar, 1922	
		usquatus	Dyar, 1918	
	(*Melanoconion*)		Theobald, 1903	(*Mel.*)
		albinensis	Bonne-Wepster y Bonne, 1920	
		aliciae	Duret, 1853	
		bahiensis	Duret, 1969	
		bastagarius	Dyar y Knab, 1906	
		bejaranoi	Duret, 1953	
		clarki	Evans, 1924	
		delpontei	Duret, 1969	
		dunni	Dyar, 1918	
		dureti	Casal y García, 1968	
		educator	Dyar y Knab, 1906	
		elevator	Dyar y Knab, 1906	
		glyptosalpinx	Harbach, Peyton y Harrison, 1984	
		idottus	Dyar, 1920	
		inadmirabilis	Dyar, 1928	
		intrincatus	Brèthes, 1916	
		lopesi	Sirivanakarn y Jakob, 1979	
		lucifugus	Komp, 1936	
		martinezi	Casal y García, 1968	
		misionensis	Duret, 1953	
		ocossa	Dyar y Knab, 1919	
		oedipus	Root, 1927	
		orfilai	Duret, 1953	
		pavlovskyi	Casal y García, 1967	
		pedroi	Sirivanakarn y Belkin, 1980	
		pilosus	(Dyar y Knab, 1906)	
		plectoporpe	Root, 1927	
		rabelloi	Forattini y Sallum, 1987	
		ribeirensis	Forattini y Sallum, 1985	
		rootis	Rozeboom, 1935	
		erratimarge	Root, 1927	
		taeniopus	Dyar y Knab, 1907	
		theobaldi	(Lutz, 1904)	
		vaxus	Dyar, 1920	
	(*Microculex*)		Theobald, 1907	(*Mcx.*)
		davisi	Kumm, 1933	
		imitator	Theobald, 1903	
		neglectus	Lutz, 1904	
		pleuristriatus	Theobald, 1903	
	(*Phenacomyia*)		Harbach y Peyton, 1992	(*Phe.*)
		airozai	Lane, 1945	
		corniger	Theobald, 1903	
	(*Phytotelmatomyia*)		Rossi y Harbach, 2008	(*Phy.*)
		castroi	Casal y García, 1967	
		hepperi	Casal y García, 1967	

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
		renatoi	Lane y Ramallho, 1960	
Haemagogus			Willinston, 1922	*Hg.*
	(*Conopostegus*)		Dyar, 1925	(*Con.*)
		leucocelaenus	(Dyar y Shannon, 1924)	
	(*Haemagogus*)		Willinston, 1922	(*Hag.*)
		janthinomys	Dyar, 1921	
		spegazzini	Brèthes, 1912	
		capricornii	Lutz, 1904	
Isostomyia			Coquillett, 1906	*Is.*
		espini	(Martini, 1914)	
		paranensis	(Brèthes, 1910)	
Limatus			Theobald, 1901	*Li.*
		durhamii	Theobald, 1901	
Lutzia			Theobald,1903	*Lt.*
	(*Lutzia*)		Theobald,1903	(*Lut.*)
		bigoti	(Bellardi, 1862)	
Mansonia			Blanchard, 1901	*Ma.*
	(*Mansonia*)		Blanchard, 1901	(*Man.*)
		flaveola	(Coquillett, 1906)	
		humeralis	Dyar y Knab, 1916	
		indubitans	Dyar y Shannon, 1925	
		pseudotitillans	(Theobald, 1901)	
		titillans	(Walker, 1848)	
Onirion			Harbach y Peyton, 2000	*On.*
		brucei	(Del Ponte y Cerqueira, 1938)	
		personatum	(Lutz, 1904)	
Orthopodomyia			Theobald, 1904	*Or.*
		peytoni	Carpintero y Leguizamón, 2005	
		fascipes	(Coquillett, 1906)	
		sampaioi	Da Costa Lima, 1935	
Psorophora			Robineau-Desvoidy, 1827	*Ps.*
	(*Grabhamia*)		Theobald, 1903	(*Gra.*)
		cingulata	(Fabricius, 1805)	
		confinnis	(Lynch Arribálzaga, 1891)	
		dimidiata	Cerqueira, 1943	
		paulli	Paterson y Shannon, 1927	
		varinervis	Edwards, 1922	
	(*Janthinosoma*)		Lynch Arribálzaga, 1891	(*Jan.*)
		albigenu	(Peryassú, 1908)	
		albipes	(Theobald, 1907)	
		cyanescens	(Coquillett, 1902)	
		discrucians	(Walker, 1856)	
		ferox	(von Humboldt, 1819)	
		lutzii	(Theobald, 1901)	
	(*Psorophora*)		Robineau-Desvoidy, 1827	(*Pso.*)
		ciliata	(Fabricius, 1794)	
		cilipes	(Fabricius, 1805)	
		holmbergi	Lynch Arribálzaga, 1891	
		ochripes	(Macquart, 1850)	
		pallescens	Edwards, 1922	
		saeva	Dyar y Knab, 1906	
Runchomyia			Theobald, 1903	*Ru.*
	(*Runchomyia*)		Theobald, 1903	(*Run.*)
		frontosa	Theobald, 1903	
		reversa	(Lane y Cerqueira, 1942)	
Sabethes			Robineau-Desvoidy, 1827	*Sa.*
	(*Davismyia*)		Lane y Cerqueira, 1942	(*Dav.*)
		petrocchiae	(Shannon y Del Ponte, 1928)	
	(*Peytonulus*)		Harbach, 1991	(*Pey.*)
		aurescensidenticus	(Lutz, 1905)	

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
		identicus	Dyar y Knab, 1907	
		soperi	Lane y Cerqueira, 1942	
		undosus	(Coquillett, 1906)	
	(*Sabethes*)		Robineau-Desvoidy, 1827	(*Sab.*)
		albiprivus	Theobald, 1903	
		belisarioi	Neiva, 1908	
		cyaneus	(Fabricius, 1805)	
		purpureus	(Theobald, 1907)	
	(*Sabethinus*)		Lutz. 1904	(*Sbn.*)
		intermedius	(Lutz, 1904)	
		melanonymphe	Dyar, 1924	
	(*Sabethoides*)		Theobald, 1903	(*Sbo.*)
		chloropterus	(von Humboldt, 1819)	
Shannoniana			Lane y Cerqueira, 1942	*Sh.*
		fluviatilis	(Theobald, 1903)	
Toxorhynchites			Theobald, 1901	*Tx.*
	(*Ankylorhynchus*)		Lutz, 1904	(*Ank.*)
		purpureus	(Theobald, 1907)	
	(*Lynchiella*)		Lahille, 1904	(*Lyn.*)
		bambusicola	(Lutz y Neiva, 1913)	
		cavalieri	García y Casal, 1967	
		guadeloupensis	(Dyar y Knab, 1906)	
		haemorrhoidalis separatus	(Lynch Arribálzaga, 1891)	
		solstitialis	(Lutz, 1904)	
		theobaldi	(Dyar y Knab, 1906)	
Trichoprosopon			Theobald, 1901	*Tr.*
		castroi	Lane y Cerqueira, 1942	
		compressum	Lutz, 1905	
		obscurum	Lane y Cerqueira, 1942	
		pallidiventer	(Lutz, 1905)	
		simile	Lane y Cerqueira	
Uranotaenia			Lynch Arribálzaga, 1891	*Ur.*
	(*Uranotaenia*)		Lynch Arribálzaga, 1891	(*Ura.*)
		apicalis	Theobald, 1903	
		davisi	Lane, 1943	
		ditaenionota	Prado, 1931	
		geometrica	Theobald, 1901	
		lanei	Martínez y Prósen, 1953	
		leucoptera	Theobald, 1907	
		lowii	Theobald, 1901	
		nataliae	Lynch Arribálzaga, 1891	
		pulcherrima	Lynch Arribálzaga, 1891	
Wyeomyia			Theobald, 1901	*Wy.*
	(*Dendromyia*)		Theobald, 1903	(*Den.*)
		luteoventralis	Theobald, 1901	
	(*Menolepis*)		Lutz, 1908	(*Men.*)
		leucostigma	Lutz, 1904	
	(*Miamyia*)		Dyar, 1919	(*Mia.*)
		codiocampa	Dyar y Knab, 1907	
		limai	Lane y Cerqueira, 1942	
		lutzi	(Da Costa Lima, 1930)	
		oblita	(Lutz, 1904)	
		sabethea	Lane y Cerqueira, 1942	
		serrata	(Lutz, 1905)	
	(*Nunezia*)		Dyar, 1928	(*Nuz.*)
		lateralis	Petrocchi, 1927	
	(*Phoniomyia*)		Theobald, 1903	(*Pho.*)
		flabellata	(Lane y Cerqueira, 1942)	
		fuscipes	Edwards, 1922	
		muehlensi	Petrocchi, 1927	

Género	Subgénero	Especie	Autor, año	Abreviatura
		pilicauda	Root, 1928	
		quasilongirostris	(Theobald, 1907)	
		tripartita	(Bonne-Wepster y Bonne, 1921)	
		diabolica	(Lane y Forattini, 1952)	
	(*Spilonympha*)		Motta y Lourenço-de-Oliveira, 2005	(*Spi.*)
		mystes	Dyar, 1924	
	(*Triamyia*)		Theobald, 1919	(*Tra.*)
		aporonoma	Dyar y Knab, 1906	
	(*Wyeomyia*)		Theobald, 1901	(*Wyo.*)
		arthrostigma	(Lutz, 1905)	
		medioalbipes	Lutz, 1904	
	Incertae sedis		Theobald, 1901	
		melanocephala	Dyar y Knab, 1906	
		serratoria	Dyar y Nuñez Tovar, 1927	





I M B I V





I D E A







I I B Y T






U E L





I E G E B A





















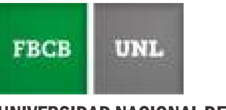




INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
CENTRO DE FORMACIÓN E INVESTIGACIÓN
EN ENSEÑANZA DE LAS CIENCIAS
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Universidad de Buenos Aires

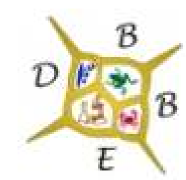
















3iA INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN E INGENIERÍA AMBIENTAL









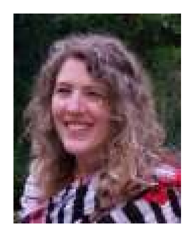
Editores



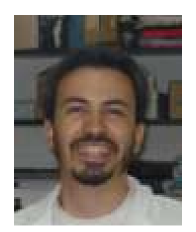
Corina M **Berón**. Doctora en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Mar del Plata, e investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Desarrolla sus actividades en el Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Biotecnología (INBIOTEC) - CONICET y la Fundación para Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA) en el área de control biológico de insectos vectores y de importancia agrícola por medio de bacterias entomopatógenas, simbiontes y de importancia nutricional.



Raúl E **Campos**. Doctor en Ciencias Naturales de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata de la Universidad Nacional de La Plata, e investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Sus investigaciones se centran en la biología y ecología de Culicidae nativos e invasores. Desarrolla sus actividades en el Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet", de la Universidad Nacional de La Plata - CONICET. Participa como Editor Asociado en la Revista de la Sociedad Entomológica Argentina.



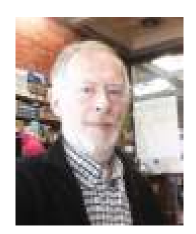
Raquel M **Gleiser**. Doctora en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Universidad Nacional de Córdoba, investigadora del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y profesora de la Universidad Nacional de Córdoba. Sus investigaciones principales se centran en la biología y ecología de Culicidae y en su control. Desarrolla sus actividades en el CREAN - IMBIV, de la Universidad Nacional Córdoba - CONICET.



Leonardo M **Díaz-Nieto**. Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Mar del Plata. Es becario postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Sus investigaciones se centran en el estudio de diferentes estrategias de control biológico de culícidos de importancia sanitaria. Desarrolla sus actividades en el Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Biotecnología (INBIOTEC) - CONICET y la Fundación para Investigaciones Biológicas Aplicadas (FIBA).



Oscar D **Salomón**. Doctor en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, y Magister en Salud Pública de la Facultad de Medicina de la Universidad de Yale. Investigador Principal del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Sus investigaciones principales son en eco-epidemiología de enfermedades transmitidas por vectores, en especial leishmaniasis. Es director del Instituto Nacional de Medicina Tropical del Ministerio de Salud, localizado en Puerto Iguazú, y coordinador técnico del Programa Nacional de Leishmaniasis.



Nicolás **Schweigmann**. Doctor en Ciencias Biológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, e investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Sus investigaciones se centran en la ecología de Culicidae asociados al hombre. Desarrolla sus actividades en el Grupo de Estudios de Mosquitos del Departamento de Ecología, Genética y Evolución (DEGE) e Instituto de Ecología, Genética y Evolución (IEGEBA) de la Universidad de Buenos Aires (UBA - CONICET).

INVESTIGACIONES SOBRE
MOSQUITOS
de Argentina

Foto: Larva IV de *Culex pipiens* (L.) infectada con un microorganismo entomopatógeno.
Dr. Leonardo M. **Díaz-Nieto.**



Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-987-544-721-9